This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.

+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.

+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.

+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`

Über dieses Buch

Dies ist ein digitales Exemplar eines Buches, das seit Generationen in den Regalen der Bibliotheken aufbewahrt wurde, bevor es von Google im Rahmen eines Projekts, mit dem die Bücher dieser Welt online verfügbar gemacht werden sollen, sorgfältig gescannt wurde.

Das Buch hat das Urheberrecht überdauert und kann nun öffentlich zugänglich gemacht werden. Ein öffentlich zugängliches Buch ist ein Buch, das niemals Urheberrechten unterlag oder bei dem die Schutzfrist des Urheberrechts abgelaufen ist. Ob ein Buch öffentlich zugänglich ist, kann von Land zu Land unterschiedlich sein. Öffentlich zugängliche Bücher sind unser Tor zur Vergangenheit und stellen ein geschichtliches, kulturelles und wissenschaftliches Vermögen dar, das häufig nur schwierig zu entdecken ist.

Gebrauchsspuren, Anmerkungen und andere Randbemerkungen, die im Originalband enthalten sind, finden sich auch in dieser Datei – eine Erinnerung an die lange Reise, die das Buch vom Verleger zu einer Bibliothek und weiter zu Ihnen hinter sich gebracht hat.

Nutzungsrichtlinien

Google ist stolz, mit Bibliotheken in partnerschaftlicher Zusammenarbeit öffentlich zugängliches Material zu digitalisieren und einer breiten Masse zugänglich zu machen. Öffentlich zugängliche Bücher gehören der Öffentlichkeit, und wir sind nur ihre Hüter. Nichtsdestotrotz ist diese Arbeit kostspielig. Um diese Ressource weiterhin zur Verfügung stellen zu können, haben wir Schritte unternommen, um den Missbrauch durch kommerzielle Parteien zu verhindern. Dazu gehören technische Einschränkungen für automatisierte Abfragen.

Wir bitten Sie um Einhaltung folgender Richtlinien:

+ *Nutzung der Dateien zu nichtkommerziellen Zwecken* Wir haben Google Buchsuche für Endanwender konzipiert und möchten, dass Sie diese Dateien nur für persönliche, nichtkommerzielle Zwecke verwenden.

+ *Keine automatisierten Abfragen* Senden Sie keine automatisierten Abfragen irgendwelcher Art an das Google-System. Wenn Sie Recherchen über maschinelle Übersetzung, optische Zeichenerkennung oder andere Bereiche durchführen, in denen der Zugang zu Text in großen Mengen nützlich ist, wenden Sie sich bitte an uns. Wir fördern die Nutzung des öffentlich zugänglichen Materials für diese Zwecke und können Ihnen unter Umständen helfen.

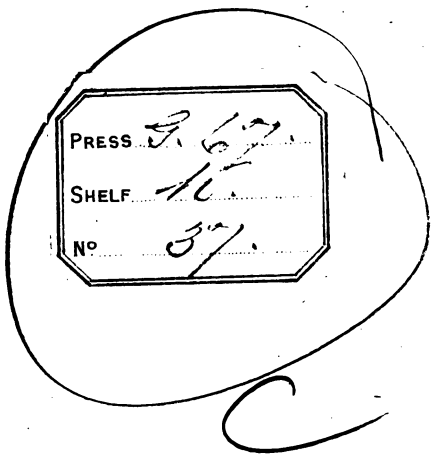
+ *Beibehaltung von Google-Markenelementen* Das "Wasserzeichen" von Google, das Sie in jeder Datei finden, ist wichtig zur Information über dieses Projekt und hilft den Anwendern weiteres Material über Google Buchsuche zu finden. Bitte entfernen Sie das Wasserzeichen nicht.

+ *Bewegen Sie sich innerhalb der Legalität* Unabhängig von Ihrem Verwendungszweck müssen Sie sich Ihrer Verantwortung bewusst sein, sicherzustellen, dass Ihre Nutzung legal ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass ein Buch, das nach unserem Dafürhalten für Nutzer in den USA öffentlich zugänglich ist, auch für Nutzer in anderen Ländern öffentlich zugänglich ist. Ob ein Buch noch dem Urheberrecht unterliegt, ist von Land zu Land verschieden. Wir können keine Beratung leisten, ob eine bestimmte Nutzung eines bestimmten Buches gesetzlich zulässig ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass das Erscheinen eines Buchs in Google Buchsuche bedeutet, dass es in jeder Form und überall auf der Welt verwendet werden kann. Eine Urheberrechtsverletzung kann schwerwiegende Folgen haben.

Über Google Buchsuche

Das Ziel von Google besteht darin, die weltweiten Informationen zu organisieren und allgemein nutzbar und zugänglich zu machen. Google Buchsuche hilft Lesern dabei, die Bücher dieser Welt zu entdecken, und unterstützt Autoren und Verleger dabei, neue Zielgruppen zu erreichen. Den gesamten Buchtext können Sie im Internet unter `http://books.google.com` durchsuchen.

L.p
596991



600025365R

PRESS G. 67.
SHELF 16.
No 37.

166965 d.7

DIE

PERIODISCHEN BEWEGUNGEN

DER

BLATTORGANE.

DIE

PERIODISCHEN BEWEGUNGEN

DER

BLATTORGANE

VON

Dr. W. PFEFFER,

A. O. PROFESSOR IN BONN.

MIT 4 LITHOGRAPHIRTEN TAFELN UND 9 HOLZSCHNITTEN.

LEIPZIG,

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1875.

Das Recht der Uebersetzung bleibt vorbehalten.

HERRN

H. HELMHOLTZ

IN GRÖSSTER VEREHRUNG

GEWIDMET

VOM VERFASSER.

Inhalt.

Seite.

I. Allgemeines 1
II. Mechanik der durch Beleuchtungswechsel hervorgerufenen Receptionsbewegungen 3
1) Variationsbewegungen 3
2) Nutationsbewegungen 13
III. Die täglichen periodischen Bewegungen 30
1) Aufhebung der täglichen Bewegungen durch continuirliche Beleuchtung 31
2) Nachwirkung der Receptionsbewegungen und Entstehung der Tagesperiode 39
3) Nachwirkungsbewegungen der Tagesperiode 47
4) Beziehung zwischen Beleuchtungszeit und paratonischer Reactionsfähigkeit 57
5) Intensive und einseitige Beleuchtung 59
6) Dunkelstarre 64
7) Combinationsbewegungen 69
IV. Mechanik der täglichen Bewegungen 83
V. Intensität der Bewegungen 97
VI. Innere Ursachen der Bewegungen 112
VII. Einfluss von Temperaturschwankungen 122
VIII. Einfluss der Schwerkraft 138
IX. Autonome Bewegungen 153
X. Anatomische Verhältnisse 157
XI. Habituelles 159
XII. Verbreitung der periodischen Bewegungen 161
XIII. Historisches 163
XIV. Die wesentlichsten Ergebnisse 171
Erklärung der Tafeln 175

I. Allgemeines.

Periodische Bewegungen nenne ich, gleichviel welche Ursache und Mechanik denselben zu Grunde liegt, alle mit Wiederholung stattfindenden Bewegungen. Für die durch Wachsthum zu Stande kommenden Bewegungen ist bereits die Bezeichnung »Nutationsbewegungen« gebräuchlich, die Bewegungen aber, welche durch abwechselnde Verlängerung und Verkürzung bestimmter Gewebecomplexe, also ohne Wachsthum ausgeführt werden, sollen »Variationsbewegungen« genannt werden. Diese, welche z. B. bei den Leguminosen allgemein verbreitet sind, werden durch mehr oder weniger deutlich gelenkartig erscheinende Partien der Blätter vermittelt, während die sehr vielen Blattorganen zukommenden Nutationsbewegungen in Lamina oder Blattstiel, und oft in einer verhältnissmässig längeren Partie dieser, durch ungleichseitiges Wachsthum zu Stande kommen. Die Nutationsbewegungen finden, weil vom Wachsthum abhängig, mit dem Erlöschen dieses in den betreffenden Organen ihr Ende und wie die Zone maximalen Wachsthums fortrückt, verändert auch die Bewegungszone entsprechend ihre Lage, was deutlich bei vielen Laubblättern, weniger auffallend bei Blüthenblättern hervortritt. Die gelenkartigen Organe, in welchen sich die Variationsbewegungen abwickeln, functioniren hingegen, nachdem sie, und das Blatt überhaupt, völlig ausgewachsen sind und verändern demgemäss ihre Lage nicht. Das vereinende Band zwischen Nutations- und Variationsbewegungen bilden zunächst die in Ausbildung begriffenen Gelenke, welche Bewegungen mit Zuwachs, also Nutationsbewegungen ausführen können, weiterhin werden wir aber auch erfahren, dass dieselben Kräfte, welche in den ausgewachsenen Gelenken eine vorübergehende Dehnung hervorrufen, bei den nutirenden Objekten eine dauernde Verlängerung, also Wachsthum bewirken. In dieser Uebereinstimmung liegt der Schlüssel zu gewichtigen Schlussfolgerungen und schon desshalb müssen wir hier die beiden Bewegungsarten gemeinschaftlich behandeln; in einem Lehrbuch

kann allerdings die Trennung der Variations- und Nutationsbewegungen und die Einreihung dieser unter die Wachsthumserscheinungen bei der jetzigen Sachlage geboten sein.

Die periodischen Nutations- und Variationsbewegungen erscheinen uns nun entweder als von äusseren Anstössen unabhängig oder sind durch diese bedingt. Jene sind die autonomen oder spontanen Bewegungen, diese können wir paratonische Bewegungen oder Receptionsbewegungen nennen, weil sie durch paratonische Wirkung von Aussen influirender Agentien, z. B. von Licht und Wärme, auf die receptiv empfindlichen Objekte zu Stande kommen. In Folge der paratonischen Wirkung macht das Blatt ausser einem einfachen Hin- und Hergang, gleichsam wie ein angestossenes Pendel, noch einige weitere Schwingungen mit abnehmender Amplitude, die wir »Nachwirkungsbewegungen« nennen wollen. Mit Hülfe dieser Nachwirkungsbewegungen entstehen, wie ich zeigen werde, die täglichen periodischen Bewegungen und deren bis dahin unverständlichen Eigenthümlichkeiten.

In Hinsicht auf die ursächliche Entstehung der uns sowohl an nutirenden, als an variirenden Objekten entgegentretenden Bewegungen haben wir demgemäss zu unterscheiden [1]:

1) Autonome oder spontane Bewegungen.
2) Receptionsbewegungen oder paratonische Bewegungen.
   a) die einfache Receptionsbewegung und deren Nachwirkung.
   b) die täglichen periodischen Bewegungen.

Es ist hier, wie schon bemerkt, nur die Entstehungsursache als Eintheilungsprincip gewählt, und in diesem Falle müssen Receptions- und Nachwirkungsbewegungen unter eine Categorie gestellt werden, während auf Grund der mechanischen Vorgänge, wenigstens mit Sicherheit für die Variationsbewegungen, eine gesonderte Aufführung beider geschehen könnte. Durch Combination von einfacher Receptionsbewegung und Nachwirkung entsteht, wie hier vorläufig bemerkt sein mag, die Tagesperiode.

Damit autonome oder paratonische Bewegungen vor sich gehen, müssen gewisse äussere Bedingungen erfüllt sein, welche die Bewegungen nicht verursachen, aber die Pflanze in den bewegungsfähigen Zustand setzen. Dieser letztere wird hier, wenn nicht ausdrücklich das Gegentheil bemerkt ist, stets vorausgesetzt, da wir Entstehung und Mechanik der Bewegungen, nicht aber die Ursachen der Starrezustände untersuchen wollen [2].

1) Vgl. Sachs, Lehrbuch IV. Aufl., p. 854.
2) Siehe hierüber Sachs, Lehrbuch IV. Aufl., p. 857.

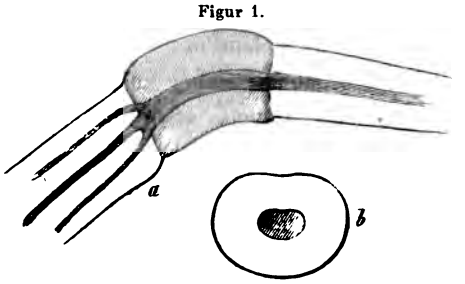
II. Mechanik der durch Beleuchtungswechsel hervorgerufenen Receptionsbewegungen.

Schon sehr lange ist bekannt [1], dass Blätter durch Verdunklung, wenn alle andern Bedingungen constant bleiben, mehr oder weniger in Nachtstellung übergeführt werden, dass also Beleuchtungswechsel eine paratonische Bewegung hervorruft. Die hierbei in Betracht kommenden mechanischen Vorgänge sind wesentlich dieselben, wie bei den unter normalen Verhältnissen Abends vor sich gehenden Bewegungen. Desshalb, und weil die Vorstellungen über die Mechanik der Receptionsbewegungen sich fast nur auf Beobachtungen der täglichen periodischen Bewegungen gründen, soll die Mechanik dieser und der einfachen Receptionsbewegungen, sowohl bei variirenden als nutirenden Blattorganen, bis zu einem gewissen Grade vereint behandelt werden. Ein volles Bild der bei den täglichen periodischen Bewegungen in Betracht kommenden mechanischen Vorgänge lässt sich erst später entrollen, nachdem wir die Entstehung der Tagesperiode kennen gelernt haben. Um aber dieses zu können, müssen wir mit der Mechanik der durch eine einmalige paratonische Lichtwirkung hervorgerufenen Bewegungen vertraut sein. In dieser Hinsicht wollen wir zunächst die Variationsbewegungen, dann die Nutationsbewegungen betrachten.

1. Variationsbewegungen.

Die Variationsbewegungen werden, wie schon bemerkt, durch gelenkartige Anschwellungen vermittelt, welche Blattstiel und Blatt, oder Blattstiel und Stengel verbinden und kreisförmigen oder abgeflachten Querschnitt zeigen (Fig. 1). Die Gelenke sind von einem mehr oder weniger cylindrischen Fibrovasalkörper durchzogen, der allseitig von stark turgescirendem Parenchymgewebe umgeben ist [2]. Das Gefässbündel besteht aus mehr oder weniger

Figur 1.



Längsschnitt (*a*) und Querschnitt (*b*) des Blattgelenkes von Phaseolus vulgaris.

1) Vgl. z. B. Hill, Schlaf der Pflanzen 1776, p. 41. — Sachs, Bot. Zeitung 1857, p. 809.

2) Vgl. Pfeffer, Physiolog. Untersuchungen 1873, p. 8 und 19.

dickwandigen Elementarorganen, welche in sehr geringem Maasse dehnbar, aber vollkommen elastisch sind und durch die Expansionskraft des Parenchyms nicht über die Elastizitätsgrenze und überhaupt in keinem nennenswerthen Maasse gedehnt werden. Das umgebende Parenchym ist gegen den Fibrovasalkörper in allen Fällen positiv gespannt und bewirkt die Bewegung, indem es sich auf zwei gegenüberliegenden Seiten mit ungleicher Intensität zu verlängern sucht. Hierbei ändert natürlich nur die neutrale Achse (resp. Ebene) ihre Länge nicht, alle anderen Theile aber verlängern oder verkürzen sich um so mehr, je weiter sie in senkrechter Richtung von der neutralen Ebene entfernt sind. Geht die Einkrümmung sehr weit, so kann die concav werdende Gelenkseite quer verlaufende Faltungen erhalten, welche besonders auffallend bei Oxalis sind, wo ich dieselben, wie auch die damit in Verbindung stehende Compression der Zellen ausführlich beschrieben habe [1]).

Der allgemein geläufigen Annahme, dass die Variationsbewegungen ohne Wachsthum vor sich gehen, hat jüngst Batalin [2]) widersprochen, welcher behauptet, dass eine periodische Bewegung von einem kleinen, aber für die Incurvation nicht ausreichenden Zuwachs der Gelenke begleitet sei. Dieses ist, sofern es sich wenigstens um die Gelenke vollkommen ausgebildeter Blätter handelt, unrichtig, wie ich mich durch direkte mikrometrische Messungen überzeugte, die an Marken angestellt wurden, welche an den Flanken (Schnittlinie zwischen neutraler Ebene und Aussenfläche) des Gelenkes angebracht waren. Bei allen Messungen muss sich natürlich das Gelenk genau in derselben Lage befinden und darf vor allen Dingen nicht die geringste concave oder convexe Krümmung auf der die Marken tragenden Seite ausgeführt haben, da ja eine solche mit Verkürzung resp. Verlängerung verbunden ist. Um vollkommen sicher zu gehen, beachtete ich nicht allein die Blattlage, sondern maass auch an den beiden opponirten Flanken, fand aber keinen Zuwachs nach Verlauf von 6 Tagen, während welcher das Blatt die gewöhnlichen periodischen Bewegungen ausgeführt hatte. Dass bei den periodischen Bewegungen kein irgend erheblicher Zuwachs der Gelenke stattfindet, geht einfach daraus hervor, dass die Gelenke immer kurz bleiben, auch wenn sie Monate lang Incurvationen ausführen. Würde sich z. B. ein Gelenk, das 4 Millim. lang und 2 Millim. dick ist und dessen neutrale Achse in der Mitte liegt, zu

1) Physiol. Untersuchungen 1873, p. 73. Ferner Unger, Grundlinien der Anatomie u. Physiologie 1866, p. 161; Sachs, Bot. Ztg. 1857, p. 796.

2) Flora 1873, p. 455.

3 Millim. Radius aus gerader Lage krümmen [1]) und diese Incurvation ausschliesslich durch Wachsthum zu Stande kommen, so würde dieses 33,3% betragen, die convexe Seite also um 1,3 Millim. gewachsen sein.

Ein der Batalin'schen Auffassung entsprechendes Verhalten ist an den Gelenken unausgewachsener Blätter zu finden, indem dieselben, wenigstens bei Phaseolus vulgaris, Mimosa pudica und Portulaca sativa, periodische Bewewegungen beginnen während sie noch wachsen. Hierbei verkürzt sich in gewöhnlicher Weise die eine und verlängert sich die andere Seite des Gelenkes, die Verlängerung wird aber beim Rückgang des Blattes in die frühere Lage nur zum Theil wieder ausgeglichen, weil die fragliche Gelenkhälfte bei der Expansion einen gewissen faktischen Zuwachs erfuhr. So wurde an einem unausgewachsenen Gelenk des Hauptblattstieles von Mimosa pudica die Distanz zweier auf der Mittellinie der Oberseite des Gelenkes angebrachten Marken um 2 Uhr Nachmittags zu 101 Strich (à 0,00813 Millim.) bestimmt. Um 9 Uhr Morgens des folgenden Tages betrug, während der Blattstiel steiler aufgerichtet war, die Entfernung derselben Marken 90 Strich, nachdem aber bis 2 Nachmittags der Blattstiel sich auf dieselbe Lage gesenkt hatte, welche er Tags zuvor einnahm, ergab die Messung 113 Strich, also einen Zuwachs um 12 Theilstriche in 24 Stunden. Die gleichzeitige Messung an der unteren Gelenkhälfte zeigte, dass auch diese während 24 Stunden (2 Nachm. bis 2 Nachm.) einen entsprechenden Zuwachs, nämlich von 111 auf 125 Theilstriche erfahren hatte. Zu einem ähnlichen Resultate führte auch eine Messung an den jugendlichen Gelenken der Blätter von Portulaca sativa.

Die Messungen wurden hier, wie auch in anderen noch mitzutheilenden Fällen, in gleicher Weise wie bei früheren Versuchen [2]), mit einem aus aplanatischem Ocular und durch Mikrometerschraube beweglicher Glastheilung zusammengesetzten Ocularmikrometer ausgeführt, welches vermöge seines grossen Gesichtsfeldes noch bei 80facher Vergrösserung Strecken von etwas über 1,6 Millim. zu messen gestattete. Um Messungsmarken zu gewinnen, trage ich an dem Objekte in geeigneter Weise zwei Punkte mit schwarzem Spirituslack, seltener mit Tusche auf, an denen je eine leicht kenntliche Ecke ausgesucht werden muss. Bei nur einiger Sorgfalt können die gewählten fixen Punkte stets mit vollkommener Sicherheit wiedererkannt werden, indem man eine kleine Skizze des Lackpunktes entwirft. Handelt es sich um Messungen

1) Die Blattspitze würde hierbei an einem Gradbogen eine Bewegung von 76° anzeigen.

2) Meine Physiol. Unters. p. 167 und 27.

an den Blattorganen unverletzter Pflanzen, wie in dem angeführten Falle und in anderen noch mitzutheilenden Versuchen, so ist ein in gewöhnlicher Weise zusammengestelltes Mikroskop meist nicht brauchbar, weil die fraglichen Blatttheile nicht zwischen Objectiv und Tisch gebracht werden können. Ich benutzte ein gewöhnliches Mikroskop, nachdem ich den den Tubus tragenden Arm 180 Grad um die Säule des Stativs gedreht hatte, so dass nun Tubus und Tisch auf entgegengesetzten Seiten der Stativsäule standen. So konnte an beliebigen Blättern von Topfpflanzen gemessen werden, nachdem durch entsprechende Neigung der in aufrechter oder umgekehrter Lage festgehaltenen Objekte die zu messenden Partien in horizontale, oder vielmehr in eine zur Tubusachse senkrechte Ebene gebracht worden waren. Bei 40 bis 80facher Vergrösserung kann man meist ohne irgend eine Beleuchtungsvorrichtung messen, wo eine solche nöthig, wird sie sich jeder Experimentator leicht für das um seine Achse gedrehte Mikroskop zu verschaffen wissen.

Rationelle Erklärungsversuche der Mechanik periodischer Variationsbewegungen wurden erst gemacht, nachdem man begonnen den Erfolg einseitiger Entfernung des Gelenkparenchymes zu studiren. Derartige Operationen wurden zuerst von Lindsay, dann von Burnett und Mayo, und gleichzeitig von Dutrochet an Mimosa pudica ausgeführt [1]). Während Dutrochet die periodischen Bewegungen an operirten Blättern erloschen fand, constatirte Meyen [2]) deren Fortdauer und zwar in gleicher Weise wie an unverletzten Gelenken; am Abend senkten sich die Blattstiele, sowohl wenn die untere, als wenn die obere Gelenkhälfte entfernt war. Die Richtigkeit dieses Verhaltens ist von Brücke [3]), Bert [4]) und Millardet [5]) constatirt worden, doch zeigen, wie schon Dassen [6]) feststellte, die sich Abends senken den Blättchen von Robinia viscosa und Pseudacacia nach Entfernung der oberen Gelenkhälfte nicht eine abendliche Senkung, wie die Hauptblattstiele von Mimosa nach gleicher Operation, sondern im Gegentheil eine Hebung. Eine solche würden, wie ich erst später nachweisen kann, auch die Blattstielgelenke von Mimosa pudica ausführen, wenn nicht deren Expansions-

1) Die Literaturangaben in meinen Physiol. Unters. p. 3 ff.

2) Pflanzenphysiologie Bd. III, 1839, p. 487.

3) Müller's Archiv f. Anatomie u. Physiologie, 1848, p. 452.

4) Mémoir. d. l. soc. d. scienc. phys. et naturell. d. Bordeaux 1866, p. 28 des Separatabzuges.

5) Nouvell. récherches sur la périodicité d. l tension 1869, p. 31. (Abdruck aus den Mém. d. l. soc. d. scienc. naturell. d. Strasbourg).

6) Wiegmann's Archiv f. Naturgeschichte 1838, Bd. I, p. 220.

streben durch gleichzeitig zunehmende Compression zunächst überwunden würde. Es ist letztere eine Folge davon, dass die Tags etwa senkrecht gegen den primären Blattstiel gerichteten sekundären Blattstiele sich Abends nach vorn bewegen und so das dem Blatt bezüglich des Hauptgelenkes zukommende statische Moment vermehrt wird.

Nach Dutrochet's Auffassung nimmt bei einer periodischen Bewegung die Expansion der einen Gelenkhälfte zu, die der anderen Hälfte gleichzeitig ab. Gleiche Annahmen finden sich mehr oder weniger entschieden u. a. bei Dassen, Brücke und Sachs [1]) ausgesprochen, auch Hofmeister [2]) theilt diese Meinung für manche Gelenke, während bei anderen Gelenken das Ausdehnungsstreben einer Hälfte stationär bleiben soll. Millardet [3]) hingegen lässt bei Mimosa Zunahme resp. Abnahme der Expansion in den antagonistischen Gelenkpartien gleichsinnig und gleichzeitig beginnen, jedoch ungleich schnell fortschreiten und auch Bert [4]) vertritt wesentlich dieselbe Ansicht. Beide Autoren stützen sich nur auf Mimosa pudica und da sie das Verhalten dieser Pflanze bei einseitiger Operation — die abendliche Senkung des primären Blattstieles nach Entfernung der oberen Gelenkhälfte — nicht als Funktion der vermehrten Compression erkannten, sondern als direkte Aeusserung der periodischen Spannungsänderung ansahen, so ist, wie leicht einleuchtet, die Schlussfolgerung unrichtig. Diese hätte folgerichtig lauten müssen: die abendliche Senkung des Hauptblattstieles erfolgt durch Zunahme der Expansion in der oberen und gleichzeitige Abnahme des Ausdehnungsstrebens in der unteren Gelenkhälfte, erst weiterhin kommt durch Expansionszuwachs in der unteren Gelenkhälfte Hebung zu Stande.

Thatsächlich entspricht freilich die mitgetheilte Auffassung Millardet's dem wahren Sachverhalt. Demgemäss erfolgt nach Entfernung einer Gelenkhälfte in der anderen auf jede Abnahme der Helligkeit, also auch am Abend, ein Expansionszuwachs, der sich durch entsprechende Incurvation des Gelenkes, resp. durch die Bewegung des ansitzenden Blattes zu erkennen gibt und umgekehrt bringt Zunahme der Helligkeit eine Abnahme der Expansion in beiden Gelenkhälften hervor. Die Richtigkeit des eben Gesagten habe ich an den Blattge-

1) Botan. Zeitung 1857, p. 802.

2) Pflanzenzelle 1867, p. 327.

3) L. c., p. 31 u. 48.

4) Dessen zweite Abhandlung, l. c., 1870, p. 51 des Separatabdruckes. — In der ersten Abhandlung (1866, p. 28) spricht übrigens Bert die abendliche Senkung als Folge nachlassender Expansionskraft aus.

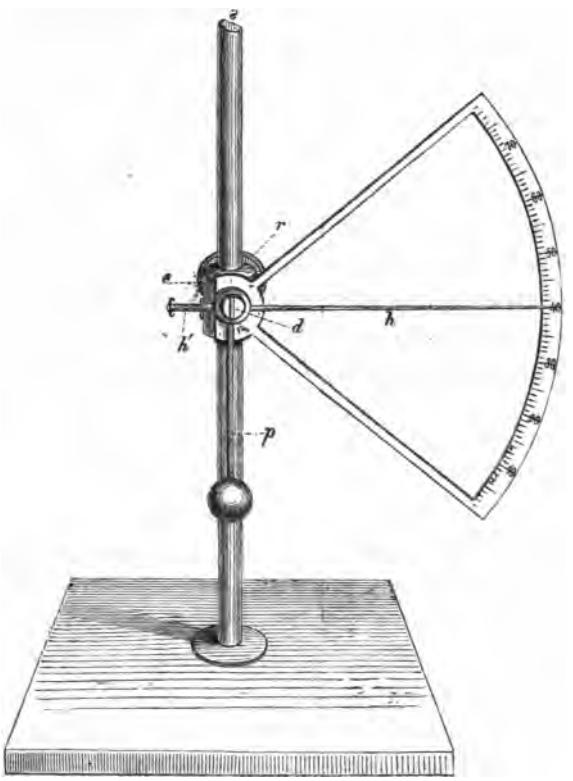
lenken von Phaseolus vulgaris, Hedysarum gyrans, Trifolium incarnatum und Oxalis Acetosella für beide Polsterhälften, bei Erythrina spec. wenigstens für die Abends comprimirt werdende Gelenkhälfte constatirt. Auch die Hauptgelenke von Mimosa pudica ergeben, wie aber erst später gezeigt werden kann, durchaus gleiches Resultat, wenn der durch Vermehrung des statischen Momentes zunehmenden Compression der unteren Gelenkhälfte Rechnung getragen wird. Uebrigens fällt und steigt die Expansionsintensität mit der Helligkeit nicht nur in den durch ihren Antagonismus die Bewegung hervorbringenden Polsterhälften, sondern auch in den Gelenkpartien, welche keine Einkrümmung erfahren. Wird z. B. an dem Gelenk eines Bohnenblattes die rechte oder linke Hälfte entfernt, so zeigt die Bewegung des Blattes bei jedem Beleuchtungswechsel, und ebenso mit dem Tageswechsel, Zunahme resp. Abnahme der Expansionsintensität mit fallender resp. steigender Helligkeit an. Die nächste Ursache der an operirten und an unverletzten Gelenken zu Stande kommenden Bewegungen sind Aenderungen der Expansionsintensität bestimmter Gewebecomplexe und so weit es sich nur um einfache Bewegungsmechanik handelt, thut man wohl, die antagonistischen Gelenkpartien als organisches Ganzes, etwa analog einem Kautschukstreifen, aufzufassen, in dem sich die Ausdehnungskraft unter bestimmten Verhältnissen ändert. Ohnehin leuchtet ja ein, dass ungleiche innere Vorgänge eine gleiche Aenderung in der Expansionsintensität eines Gewebecomplexes hervorbringen könnten.

Bei Wegnahme einer Gelenkhälfte erfolgt bekanntlich in Folge der Gewebespannung eine nach der Schnittfläche concave Krümmung, die z. B. bei einem Bohnengelenk nach Entfernung der unteren Hälfte so weit gehen kann, dass sich das am Tage ungefähr horizontal stehende Blatt senkrecht abwärts richtet oder gar dem Stengel anpresst. In einem solchen Falle kann es wohl gar unmöglich werden einen Gradbogen anzubringen, um die unter bestimmten Verhältnissen vor sich gehenden Bewegungen abzulesen, was aber in jedem Falle nach Entfernung der oberen Gelenkhälfte möglich ist, indem man ja hier dem Ausdehnungsstreben des Parenchyms und der dadurch bewirkten Hebung des Blattes durch an dieses angehängte Gewichte eine Grenze setzen kann. Aber auch in diesem Falle geht manches Experiment resultatlos verloren, doch will ich die Uebelstände welche dieses mit sich bringen hier nicht anführen, da ich späterhin eine andere Methode zur Beobachtung der Expansionsänderungen in operirten Gelenken anwandte, mit deren Hülfe ich fast jeden Versuch glücklich durchführen konnte. Hierbei benutzte ich einen Apparat (Fig. 2), welchen ich

Hebeldynamometer nenne, den ich aber hier nur so weit erörtere, als für unseren Zweck nöthig ist, da ich auf denselben später zurückkommen muss.

An der Messingsäule s (Fig. 2) ist die durch die Schraube r feststellbare Hülse e verschiebbar. An dieser befindet sich ausser einem Gradbogen ein auf einer Schneide (hinter d) ruhendes dreiarmiges Hebelwerk. Von den beiden in gerader Linie liegenden Hebelarmen h und h' dient der längere, welcher 110 Millim. misst, als Index auf dem Gradbogen, der kürzere von 20 Millim. Länge zum Auflegen der Blätter, während der dritte, aus einem herausschraubbaren Stift bestehende Arm (p), einen rechten Winkel mit den genannten Armen bildet und verticalabwärts gerichtet ist. Wird er aus dieser Lage, z. B. durch Druck auf den kurzen Hebelarm h' gebracht, so wächst, wie beim Pendel, die Kraft mit welcher der Hebelarm p seiner Gleichgewichtslage zustrebt mit dem Sinus des Ausbiegungswinkels. Durch Einschrauben verschieden langer und schwerer Stifte, sowie durch Anbringen von Kugeln an diese, lässt sich natürlich die zu gleicher Ausbiegung nöthige Kraft modificiren und so auch der an dem Gradbogen abzulesende Ausschlag reguliren, welchen die Auflegung eines Blattes auf den kurzen Hebelarm (h') bewirkt.

Figur 2.



Um die Blätter auflegen zu können befestige ich längs der Mittelrippe auf der Blattoberseite einen Draht, der einerseits bis an das Gelenk reicht, anderseits eine Strecke über die Blattspitze hinausragt.

Der Draht muss natürlich so gewählt werden, dass er bei den in Betracht kommenden Kräften keine Biegung erfährt, wozu übrigens bei einem Bohnenblatt ein aus zwei feineren Eisendrähten zusammengewickelter Stift ausreicht, welcher bei einer Länge von 60 bis 70 Millim. ein Gewicht von 0,2 Gramm hat. Die Befestigung des Drahtes erreichte ich durch Festbinden an mindestens drei Stellen (Basis, Mitte und Spitze des Blattes), wobei eine jede Fadenschlinge Mittelrippe und Draht umfasste. Das nöthige Durchstechen des Parenchyms, sowie auch eventuelles Wegschneiden der Blattspitze und ähnliche Verletzungen beeinträchtigen die Bewegungsfähigkeit des Gelenkes, auch während längerer Zeit, in keiner merklichen Weise. Wird die untere Gelenkhälfte an einem horizontal stehenden Blatte entfernt, so muss man selbstverständlich die über das Blatt hervorragende Drahtspitze auf die obere Seite, im entgegengesetzten Falle auf die untere Seite des kurzen Hebelarms (h') legen. Am Ende dieses befinden sich auf beiden Seiten kleine Stiftchen oder Häkchen gegen welche sich die Drahtspitze der entstehenden Schiefstellung des Hebelarmes halber, anpresst.

Wie im unverletzten Gelenke die eine Gelenkhälfte dem Expansionsstreben der anderen Hälfte gewisse Grenzen setzt, so thut es bei unserem Apparate die durch Ausbiegung entstehende und den kurzen Hebelarm (h') aufwärts oder abwärts treibende Kraft, welche mit zunehmender Ausbiegung, so gut wie die Expansionskraft der comprimirt werdenden Gelenkhälfte, wächst. Es befindet sich also das operirte und an unseren Apparat in beschriebener Weise gekuppelte Gelenk unter Verhältnissen, welche den im unverletzten Polster obwaltenden weit mehr entsprechen, als wenn eine Gelenkhälfte nach Entfernung der antagonistischen Partie sich frei expandiren kann. In diesem Falle sind es, abgesehen von dem gebeugt werdenden Gefässbündel [1]), die in der Gelenkhälfte selbst der Expansion entgegentretenden, vorzüglich durch die Elasticität der Membranen bedingten Widerstände, welche der Ausdehnung, resp. Krümmung, eine Grenze setzen, Kräfte, welche natürlich auch im unverletzten Gelenke neben dem Antagonismus der opponirten Hälfte eine Rolle spielen können.

Je geringer die Kraft ist, mit der bei gegebenem Ausbiegungswinkel, das Pendel (p) seiner Gleichgewichtslage zustrebt, um so grösser wird der Ausschlag sein, welchen der Expansionszuwachs eines Gelenkes hervorbringt, dessen Blatt dem kurzen Hebel (h') aufliegt.

1) Das gewaltsam gekrümmte Gefässbündel sucht natürlich mit gewisser Kraft in seine Gleichgewichtslage zurückzukehren.

In meinen mit Bohnenblättern angestellten Versuchen [1]) betrugen übrigens die stärksten durch Verdunklung und Erhellung zu Stande kommenden Ausbiegungen meist wenig über 10 Grad, selten bis 20 Grad, und zeigten in allen Fällen eine Zunahme der Expansion bei abnehmender Helligkeit, umgekehrt eine Abnahme bei zunehmender Helligkeit an [2]). Beiläufig sei bemerkt, dass ihrer oberen Hälfte beraubte Bohnenblattgelenke, wenn die Bewegungen an einem gewöhnlichen Gradbogen abgelesen wurden, in Folge von Verdunklung günstigsten Falles Hebung des Blattes bis 20 Grad, ergaben. Genaue Bestimmung dieser Ausbiegungen hat übrigens keinen besonderen Werth, da, abgesehen von anderen Verhältnissen, die Expansionskraft der restirenden Gelenkhälfte durch die Operation augenscheinlich Einbusse erleidet.

Bezüglich der Ausführung der Versuche ist noch mitzutheilen, dass in allen Fällen Topfpflanzen zur Anwendung kamen und über diese, sowie über das Hebeldynamometer, gleich nach vollendeter Zusammenstellung eine grosse Glasglocke gestülpt wurde. Directem Sonnenlicht dürfen die operirten Objekte nicht ausgesetzt und für möglichste Gleichhaltung der Temperatur unter der Glocke muss natürlich Sorge getragen werden. Letzteres ist auch desshalb nöthig, weil durch Niederschlagen von Feuchtigkeit auf die Wundfläche eine stärkere Expansion im Gelenke zu Stande kommen könnte.

Die Erfahrungen an einseitig operirten Gelenken lehren, dass der gesammte, das Gefässbündel umgebende Gewebecomplex gleichsinnig auf Helligkeitsschwankungen reagirt und eine durch diese hervorgerufene Expansionsänderung sogleich in jeder antagonistischen Polsterhälfte sich geltend macht. Geschieht dieses so, dass die Relation der Expansionskräfte beiderseitig unverändert bleibt, wie z. B. in den rechts und links vom Medianschnitt gelegenen Partien eines Bohnengelenkes, so erfolgt keine Bewegung, die aber dann eintritt, wenn sich das Verhältniss der Expansionsintensität in den antagonistischen Gelenkhälften ändert. Da nun auf jede durch Verdunklung oder Erhellung hervorgerufene Bewegung eine entgegengesetzte Bewegung ausgeführt wird, welche das Blatt mehr oder weniger in die Ausgangslage

1) Es wurden in diesen Versuchen die Gelenke der ersten einfachen Bohnenblätter benutzt, deren Blattstiel natürlich sorgfältig festgehalten war.

2) Weicht das Blatt zu sehr von der Horizontale ab, so wird durch dessen Druck auf den kurzen Hebelarm die gemeinschaftliche Ebene der Hebelarme seitlich verschoben und der Gang des Hebelwerks eventuell stark alterirt. Es liessen sich übrigens Apparate construiren, die nicht an einem solchen Fehler leiden, und ebenso würde man auch Apparate bauen können, welche mit vertikal stehenden Blättern zu operiren gestatten.

zurückführt, so folgt, dass die Zunahme der Expansionsintensität in der einen Gelenkhälfte nur verhältnissmässig schneller fortschreitet, als in der anderen. Sobald diese letztere, vermöge ihrer Compression und ihres Expansionszuwachses im Stande ist, der antagonistischen Gelenkhälfte das Gleichgewicht zu halten, hat die Bewegungsamplitude ihre Grenze erreicht und sehr bald darauf wird thatsächlich der Rückgang angetreten. Hingängige und rückgängige Bewegung scheinen, soweit meine beiläufigen Beobachtungen ein Urtheil gestatten, und wie es auch zu erwarten ist, langsamer zu beginnen, um nach Erreichung eines Maximums wieder allmälig abzunehmen.

Neben den soeben mitgetheilten Bewegungsursachen spielt noch ein anderer Faktor eine Rolle. Wie ich erst späterhin zeigen kann, erreicht z. B. bei einer durch Verdunklung hervorgerufenen Senkung des Blattes die obere Gelenkhälfte ein Maximum der Expansion, um dann wieder einen gewissen Theil ihrer Ausdehnungskraft zu verlieren, wodurch natürlich der Rückgang des Blattes begünstigt wird. Im Dunklen ist aber die Expansionsintensität jeder Gelenkhälfte immer grösser als bei Beleuchtung und wenn alle äusseren Verhältnisse lange Zeit constant blieben, so würde, abgesehen von gewissen autonomen, bei manchen Pflanzen kaum nennenswerthen Aenderungen, die Ausdehnungskraft invariabel sein, d. h. jedem Helligkeitsgrade würde eine bestimmte Expansionsintensität eines Gewebecomplexes entsprechen. Indem ich auch hierfür die Beweise vorläufig schuldig bleibe, mache ich noch darauf aufmerksam, dass der endliche Zuwachs der Ausdehnungskraft für eine Helligkeitsdifferenz in zwei antagonistischen Gelenkhälften nicht gleich sein muss und dass demgemäss der Neigungswinkel eines Blattes bei verschiedenen constanten Beleuchtungsgraden ein anderer wird sein können. Uebrigens sind die Receptionsbewegungen nicht in dem anatomischen Bau des aktiven Parenchymgewebes, sondern in physiologischen Eigenthümlichkeiten dieses begründet, wie eine vergleichende anatomische Untersuchung zeigt, und wie auch aus dem Gang einer hervorgerufenen paratonischen Bewegung schon gefolgert werden kann.

Die Bewegung wird allein durch die ungleiche Relation der Expansionsintensität bedingt und kann in keinem Falle einen Rückschluss auf den durch Verdunklung hervorgerufenen wirklichen Zuwachs der Ausdehnungskraft in den Gelenken erlauben. Ein Bohnenblattgelenk, das bekanntlich nur in vertikaler Ebene Bewegungen ausführt, zeigt gleichzeitig, mit Rücksicht auf die Erfahrungen an einseitig operirten Gelenken, dass bei relativ gleicher Zunahme der Expansionsintensität

keine Bewegung zu Stande kommt und dass specifische, historisch gegebene Eigenthümlichkeiten in den antagonistischen Gelenkpartien zur Ausführung von Receptionsbewegungen nothwendig sind. An demselben Objekte nimmt begreiflicherweise die Bewegungsamplitude mit der Grösse der Helligkeitsdifferenz zu. So veranlasste z. B. die Verdunklung einer Pflanze von Acacia lophantha, die in stark diffusem Licht verweilt hatte, eine maximale Annäherung der zuvor horizontal ausgebreiteten Blättchen auf 150 bis 160 Grad, während an einer ähnlichen, an hellerem diffusen Licht gehaltenen und zu gleicher Zeit (12 Mittags) verdunkelten Pflanze, vollkommene Schliessung der Blättchen beobachtet wurde. Ein der Helligkeitsdifferenz etwa gerade proportionales Wachsthum der Expansionskraft in den Gelenkhälften ist nicht nothwendig und auch keineswegs wahrscheinlich.

2. Nutationsbewegungen.

Als Ursache der Bewegung sämmtlicher Blattorgane wurde von allen Autoren eine abwechselnde Verlängerung und Verkürzung von antagonistischen Geweben angesehen, bis ich nachwiess, dass bei den Blüthen das Oeffnen und Schliessen durch Wachsthumsvorgänge zu Stande kommt [1]). Hiernach war kaum daran zu zweifeln, dass die periodischen Bewegungen der Laubblätter ohne Gelenke gleichfalls auf ungleichseitigem Wachsthum beruhe, da es ja bekannt war, dass an diesen Blättern die Bewegungen mit dem Alter erlöschen [2]). Die Richtigkeit meiner Voraussetzung bestätigten im Frühjahr 1873 vorgenommene mikrometrische Messungen und unabhängig ist auch von Batalin [3]) erkannt, dass die Bewegungen der Laubblätter ohne Gelenke durch Wachsthum vermittelt wird, unrichtig aber ist, wie schon bemerkt, die Ansicht dieses Forschers, dass auch die Gelenke bei jeder periodischen Bewegung einen gewissen Zuwachs erfahren. Batalin brachte auf dem Blatt einen Zeiger an, dessen mit dem Wachsthum der Bewegungszone fortrückende Spitze, auf berusstem Papier bei dem Hin- und Hergang der Blätter Bogen beschrieb, welche nicht aufeinander fielen und hierdurch eben einen Zuwachs anzeigten. Diese Methode gibt aber keinen Aufschluss über die Zuwachse, welche eine jede der beiden antagonisti-

1) Pfeffer, physiol. Untersuchungen 1873, p. 161 ff.

2) Dassen, Tijdschrift vor Naturligke Geschiedenis en Physiologie 1837—1838, IV, p. 130.

3) Tageblatt der Naturforscher-Versammlung in Wiesbaden 1873, p. 131; Flora 1873, p. 450.

schen Seiten bei einer Hebung oder Senkung des Blattes erfährt, und auch directe Messungen mit Maassstäben können meist nicht mit ausreichender Genauigkeit angestellt werden [1]), wohl aber mikrometrische Messungen, über deren Ausführung ich schon vorhin sprach.

Auf den Unterschied zwischen Bewegungen mit und ohne Gelenke machte Dassen [2]) zuerst aufmerksam, doch finden sich schon bei Linné [3]) zahlreiche nutirende Blätter unter den schlafenden Blättern aufgeführt, und Dassen, sowie Batalin und Andere haben die Zahl bekannter Fälle noch wesentlich vermehrt. Dem Oeffnen und Schliessen der Blüthen liegen gleiche Ursache und Mechanik wie den periodischen Bewegungen der Laubblätter zu Grunde, wesshalb wir auch die Blüthen in den Kreis unserer Untersuchungen ziehen müssen.

Die Bewegungen der Laubblätter beginnen z. B. bei Impatiens noli tangere fast unmittelbar mit dem Hervortreten aus der Knospenlage, nehmen dann in allen Fällen zunächst an Amplitude zu, um weiterhin mit dem nachlassenden Wachsthum des Blattes wieder abzunehmen und endlich zu verschwinden. Bei Laubblättern und Blüthen vollziehen sich die Bewegungen wesentlich nur in vertikaler Ebene und zwar gibt es sowohl Blattorgane, welche sich Abends senken (Impatiens; Blüthen von Pyrethrum corymbosum), als auch solche, welche sich Abends erheben (Chenopodium; Blüthen vieler Compositen). Bei den Zungenblüthen der Compositen und den Laubblättern von Impatiens noli tangere kann die Bewegungsamplitude 90 Grad betragen, bei den meisten Laubblättern ist sie aber geringer. Die Zone, in der allein Bewegung vermittelt wird, rückt, wie schon früher bemerkt, mit der Wachsthumszone der Blätter fort, und kann sowohl in die Lamina als in den Blattstiel zu liegen kommen. Die Länge der sich bei der Bewegung krümmenden Partie ist von der Ausdehnung der Wachsthumszone abhängig und augenscheinlich fällt die stärkste Krümmung in den am intensivsten in die Länge wachsenden Blatttheil.

Das Oeffnen und Schliessen der Blüthen kommt, wie von mir nachgewiesen wurde [4]), durch beschleunigtes Wachsthum je eines Gewebecomplexes zu Stande, während gleichzeitig die antagonistische Partie ihre Länge nicht oder nicht wesentlich ändert und in gleicher Weise

---

1) Batalin maass auch mit Hülfe von Collodiumhäutchen.

2) L. c., p. 127.

3) Linné's folia conniventia, includentia, circumsepientia und munienta gehören wesentlich hierher. — Amoenit. academicae 1759, Bd. IV, p. 333 ff., vgl. auch De Candolle, Physiologie übersetzt von Röper, Bd. 2, p. 630.

4) Physiol. Unters. p. 173.

verhält es sich auch bei den täglichen periodischen Bewegungen nutirender Laubblätter. Dessenungeachtet influirt das Licht, analog wie bei Gelenken, gleichsinnig auf die antagonistischen Gewebe, wie ich dieses nunmehr zeigen werde.

Die meisten periodisch nutirenden Blattorgane antworten auf eine am Tage vorgenommene Verdunklung, wie dieses auch für Blüthen nachgewiesen ist [1]), mit nur geringer Bewegung und unter allen von mir untersuchten Objekten sind es nur die Blätter von Impatiens noli tangere, welche zu jeder Tageszeit sehr ansehnlich auf Verdunklung reagiren, so dass sie innerhalb einer halben Stunde eine Senkung bis zu 70 Grad ausführen können. An dieser Pflanze wollen wir zunächst die Mechanik der durch paratonische Lichtwirkung hervorgerufenen einfachen Receptionsbewegungen studiren, um dann die Verhältnisse bei anderen Objekten kennen zu lernen.

Aus der nachfolgenden Tabelle I ist ersichtlich, dass durch die Verdunklung ein sehr beschleunigtes Wachsthum der Oberseite hervorgerufen wird. Denn während die Blätter bei einem zweistündigen Aufenthalt im Tageslicht, wobei sie in gleicher Lage verharrten, keinen oder nur einen Zuwachs bis zu einem Theilstrich für die Oberseite der Bewegungszone ergaben, ist diese in Folge der Verdunklung in $^3/_4$ bis 1 Stunde um 5 bis 9 Theilstriche gewachsen. Nachdem die Pflanzen wieder ans Licht gebracht waren (um $10^3/_4$ Morgens, resp. $1^1/_2$ Nachm.) und sich die Blätter ungefähr in die Lage, welche sie vor Verdunklung einnahmen, zurückbegeben hatten, wurde wieder (um 12 Mittags, resp. $3^1/_2$ Nachm.) gemessen. Die Oberseite hat während der Hebung, wie die Tabelle zeigt, kein Wachsthum oder sogar eine geringe Verkürzung erfahren, die Hebung ist also durch Wachsthum der Unterseite zu Stande gekommen. Dieses ergibt sich auch aus Tabelle II, in der während der Hebung der Blätter im Licht ($11^1/_2$ resp. $11^3/_4$ Morgens bis 1 resp. $1^1/_4$ Nachm.) Zuwachse der Unterseite von 4, 5 bis 8 Strich verzeichnet sind.

Ausserdem zeigen diese Versuche, welche mit anderen Pflanzen, aber an demselben Tage wie die in Tab. I verzeichneten Messungen ausgeführt wurden, dass während der durch Verdunklung hervorgerufenen, auch hier ansehnlich ausgefallenen Senkung, auf der Unterseite kein Wachsthum, wohl aber eine geringe Verkürzung bis zu einem Theilstrich gefunden wurde.

---

1) Pfeffer, l. c., p. 200.

Tabelle I.

Messungen auf der Oberseite der Blätter von Impatiens noli tangere (3/7. 1873)

Vergrösserung 70. — 1 Theilstrich = 0,00813 Millim.

Versuch 1.		Versuch 2.		Versuch 3.	
		Am Tageslicht:			
$9^1/_2$ Vorm.	180,5	8 Vorm.	160,5	8 Vorm.	182
$12^1/_2$ Nachm.	180,5	10 »	161	10 »	183
		Nun dunkel bis:			
$1^1/_2$ »	189,5	$10^3/_4$ »	166	$10^3/_4$ »	189,5
		Wieder ans Tageslicht bis:			
$3^1/_2$ »	189,5	12 »	165,5	12 »	188,5

Tabelle II.

Messungen auf der Unterseite der Blätter von Impatiens noli tangere (3/7. 1873)

Vergrösserung 70. — 1 Theilstrich = 0,00813 Millim.

Versuch 1.		Versuch 2.		Versuch 3.	
		Am Tageslicht:			
8 Vorm.	179	8 U. 5′ Vorm.	180,5	8 U. 10′ Vorm.	195,5
11 »	179	11 U. 5′ »	181,5	11 U. 10′ »	196
		Nun dunkel bis:			
$11^1/_2$ »	178	$11^3/_4$ »	181	11 U. 50′ »	195,5
		Wieder ans Tageslicht bis:			
1 Nachm.	184	$1^1/_4$ Nachm.	189	1 U. 25′ Nachm.	200

Die Temperatur hielt sich während der Versuchsdauer zwischen 21,5 und 22,3 C.

Die Tabellen sind ohne weitere Erklärung verständlich. Es wurde z. B. in Tabelle II, Versuch 1. um 8 und 11 Uhr Vormittags gemessen, während die Pflanze am Tageslicht stand, dann von 11 bis $11^1/_2$ Vormittags verdunkelt und nach Messung um $11^1/_2$ Uhr die Pflanze wieder ans Licht gebracht. Die hiernach ausgeführten Messungen sind in beiden Tabellen vorgenommen, nachdem die Blätter ungefähr die Lage wieder eingenommen hatten, in der sie sich vor der Verdunklung befanden. Die durch Verdunklung hervorgerufene Senkung betrug in den verschiedenen Versuchen 50 bis 70 Grad. Bei Messungen auf der Unterseite darf die Senkung nicht zu weit gehen, weil man dann das Objektiv nicht auf die Messungsmarken einstellen kann. Diese befanden sich hier, wie auch in den noch mitzutheilenden Versuchen, entweder auf dem Blattstiel oder auf der Mittelrippe im alleruntersten

Theil der Lamina, in jedem Falle in der sich am stärksten bei den Receptionsbewegungen des fraglichen Blattes krümmenden Zone. Alle Versuche (Tab. I bis V) wurden mit Topfpflanzen ausgeführt. Die Pflanze selbst befestigte ich bis an das zu messende Blatt an einen eingesteckten Stab und wenn nöthig, wurden auch die bei der Messung hinderlichen Blätter seitlich gebogen und in geeigneter Weise festgehalten. Handelte es sich um Messungen auf der Unterseite der Blätter, so wurde der Topf mit feinem Zeug (Gaze) überbunden und mit Hülfe von Klammern oder sonst in irgend einer Weise so gestellt, dass die zu messende Partie horizontal stand [1]). Im übrigen verweise ich auf das früher (p. 5) bezüglich meiner Messungsmethode Gesagte.

Die eine antagonistische Seite erfährt bei einer Receptionsbewegung unter Umständen eine Verkürzung, welche den Messungsfehler (0,5 Strich) überschreitet, wie die Versuche mit Impatiens und ebenso die später mitzutheilenden Messungen an Blüthen zeigen. Diese Verkürzung ist ohne Frage Folge einer Compression, die auch leicht verständlich, wenn wir uns die Vorgänge an Gelenken ins Gedächtniss rufen, bei denen ja, sofern die neutrale Achse in der Mitte liegt, sich die eine Hälfte um ebensoviel verkürzen muss, als sich die andere verlängert. Bei den nutirenden Objekten setzen gleichfalls die Gefässbündel der durch Wachsthum zu Stande kommenden Verlängerung einen gewissen Widerstand entgegen und sofern sich eine Hälfte stärker verlängert als die andere, erscheint eine Verkürzung dieser letzteren Hälfte ganz begreiflich. Aber auch ohne einen solchen, faktisch existirenden Widerstand, kann doch bei ungleich schnellem Wachsthum zweier, oder alleinigem Wachsthum einer Längshälfte eine Verkürzung der concav werdenden Seite in einer ähnlichen Weise zu Stande kommen, wie bei der Einkrümmung eines aus zwei ungleich langen elastischen Streifen zusammengesetzten Systemes [2]).

Ob bei einer periodischen Nutationsbewegung die concav werdende Seite gleich lang bleibt, sich verkürzt oder verlängert, das wird von verschiedenen Umständen abhängen. Wenn, wie es faktisch geschieht, Beleuchtungswechsel das Wachsthum der antagonistischen Gewebe gleichsinnig afficirt, so werden Relation der beiderseitigen Beschleuni-

1) Damit das Blatt beim Umkehren nicht vermöge seines Gewichtes Dehnungen der Wachsthumszone zu Stande bringt, ist es nöthig demselben eine Stütze zu geben, die in einfachster Weise durch Einstechen einer langen Nadel in einen an dem zum Festhalten dienenden Stabe befindlichen Kork herzustellen ist. Ueberhaupt ist es gut durch geeignetes Festhalten des Blattes Schwankungen dieses während der Messung zu hindern.

2) Vergl. Nägeli und Schwendener, Mikroskop 1867, p. 414.

gung, Widerstandsfähigkeit der Gefässbündel oder anderer Gewebe und die Wachsthumsschnelligkeit der Bewegungszone als wesentlich bestimmende Faktoren im Spiele sein. Da sich diese Faktoren mit dem Alter des Objektes ändern, so wird auch das Verhalten der bei den periodischen Bewegungen concav werdenden Seite Variationen erfahren können. Als eine Pflanze, welche jedesmal eine Verlängerung auch der Seite erkennen liess, nach welcher die periodische Bewegung gerichtet war, habe ich Nicotiana rustica kennen lernen, bei welcher die die Bewegung vermittelnde Zone der Blätter in sehr intensivem Längenwachsthum begriffen ist.

Aus den obigen Erörterungen ist ersichtlich, wie eine bei einer Receptionsbewegung beobachtete geringe Verkürzung, oder überhaupt verlangsamtes Wachsthum einer Seite zu Stande kommen kann, auch wenn beide antagonistische Seiten in gleichsinniger Weise auf Beleuchtungswechsel reagiren. Wenn dieses aber der Fall, wird die rückgängige Bewegung der Blätter, welche bei den Gelenken wesentlich durch die zunehmende Expansionskraft der comprimirten Seite bewirkt wird, bei den nutirenden Objekten durch beschleunigtes Wachsthum der bei paratonisch hervorgerufenen Hebung oder Senkung der Blätter nicht verlängerten Seite zu Stande kommen. Dieses ist denn auch, wie die Tabellen III und IV ergeben, thatsächlich der Fall. In den hier mitgetheilten Versuchen wurden die Pflanzen nach der durch Verdunklung hervorgerufenen Senkung der Blätter bei Lichtabschluss gehalten und nach erfolgter Hebung auf der Oberseite (Tabelle III) oder an anderen Objekten auf der Unterseite (Tabelle IV) gemessen. Im ersteren Falle musste gleich nach vollendeter Senkung die Distanz der Marken gemessen werden, während dieses für die Unterseite nicht nöthig war, welche ja bekanntermassen bei der Senkung der Blätter höchstens eine geringe Verkürzung, aber keinen Zuwachs erfährt. Da durch Beleuchtung die Pflanze wieder in einen für Verdunklung reactionsfähigen Zustand gebracht wird, so ist durchaus nothwendig Messungen, welche an im Dunklen zu haltenden Pflanzen (wie in Tabelle III) gemacht werden, so schnell als möglich auszuführen. Es ist dieses sehr wohl in $^1/_2$ bis $^3/_4$ Minuten möglich und innerhalb dieser Zeit hat nachweislich diffuses Licht keine solche Wirkung, dass bei nachfolgender Wiederverdunklung eine bemerkliche Senkung der Blätter zu Stande kommt.

Tabelle III.

Messungen auf der Oberseite der Blätter von Impatiens noli tangere (10/7. 1873).

Vergrösserung 70. — 1 Theilstrich = 0,00813 Millim.

Versuch 1.		Versuch 2.		Versuch 3.	
		Am Tageslicht:			
8 U. Vorm.	145	8 U. 5′ Vorm.	179,5	8 U. 15′ Vorm.	199
9½ »	145	10 U. 5′ »	180	10 U. 15′ »	199
		Nun dunkel:			
10¼ »	153	10 U. 55′ »	187	11 U. »	208
1¼ Nachm.	154	1 U. 40′ Nachm.	189	1 U. 30′ Nachm.	210,5

Tabelle IV.

Messungen auf der Unterseite der Blätter von Impatiens noli tangere (10/7. 1873).

Vergrösserung 70. — 1 Theilstrich = 0,00813 Millim.

Versuch 1.		Versuch 2.		Versuch 3.	
		Am Tageslicht:			
8 U. 2′ Vorm.	207	8 U. 8′ Vorm.	156,5	8 U. 17′ Vorm.	192
9 U. 37′ »	207	10 U. 8′ »	157	10 U. 17′ »	192,5
		Nun dunkel:			
1 U. 17′ Nachm.	214	1 U. 48′ Nachm.	161	1 U. 32′ Nachm.	199

Temperatur während der Versuchsdauer 22,8 bis 23,9 C.

Die mitgetheilten Versuche zeigen, dass Verdunklung endlich ein beschleunigtes Wachsthum der Unterseite hervorruft. Denn während bei constanter Beleuchtung des Morgens die Marken in 1½ bis 2 Stunden in kaum merkbarer Weise auseinanderrückten, ist die Unterseite in Folge der Verdunklung während 3¼ bis 3¾ Stunden um 4 bis 7 Strich gewachsen (Tabelle IV). In gleicher Weise folgt aus Tabelle III, dass Verdunklung ein beschleunigtes Wachsthum der Unterseite nach sich zieht, denn Hebung des Blattes ist ja hier vor sich gegangen, obgleich die Oberseite sich nicht verkürzte, sondern im Gegentheil einen geringen Zuwachs zeigte.

Es ist zu beachten, dass die durch Lichtentziehung gesenkten und im Dunklen gehaltenen Blätter nicht wieder auf die Ausgangslage zurückkehrten. So hatten sich in den oben mitgetheilten Versuchen (Tab. III und IV) die Blätter beim Verdunklen um 60 bis 70 Grad gesenkt, bis zu Ende des Versuches aber nur um 30 bis 50 Grad gehoben und würden voraussichtlich auch weiterhin nicht höher gestiegen sein.

Dieses erklärt sich daraus, dass der Gleichgewichtslage — d. h. der Stellung, in welcher das unter constanten äusseren Verhältnissen sich abwickelnde Wachsthum beider antagonistischen Hälften sich im Gleichgewicht befindet — im Dunklen eine gesenktere Lage der Blätter als am Licht entspricht. Die Hebung unserer Blätter schreitet aber auch im Dunklen weit langsamer fort, als wenn die Pflanzen nach paratonischer Senkung wieder beleuchtet werden, ein Verhalten, das in der ungleich schnellen Reactionsfähigkeit der antagonistischen Gewebe seine Erklärung findet. Durch Licht wird das Wachsthum in der Oberseite der Bewegungszone schnell retardirt, während das durch Verdunklung der Unterseite inducirte Wachsthumsstreben sich zum guten Theil abwickeln kann. Weiter verlängert sich bei der Hebung der Blätter im Dunklen die Oberseite der Bewegungszone, wenn auch wenig, so doch nachweislich (Tab. III), während dieselbe bei der am Licht erfolgten Hebung eine, wenn auch geringe Verkürzung erfahren kann (Tab. I). Die Retardirung des Wachsthums der Oberseite hat also zur Folge, dass diese durch die fortschreitende Verlängerung der Unterseite eine gewisse Compression erfahren kann. Dieses ganze Verhalten wird sofort klar, wenn man sich die Verhältnisse an Gelenken ins Gedächtniss ruft und beachtet, dass, was bei diesen vorübergehende Expansion, bei den nutirenden Objekten Wachsthum ist. Dieses berücksichtigt, sieht man auch ein, dass in der That Beleuchtung eine wirkliche Beschleunigung der Verlängerung der Unterseite als eine indirecte Folge bewirken kann, obgleich faktisch das Wachsthum durch Helligkeitssteigerung, wenn auch langsam, gehemmt wird. Durch Beleuchtung vermindert sich ja das Wachsthum, oder sagen wir hier gleich die dieses bedingende Expansionskraft der Oberseite, und die antagonistische Seite kann sich nun schneller als im Dunklen verlängern, wenn die Gefässbündel der Bewegungszone dem Längenwachsthum einen gewissen Widerstand entgegensetzen, woran bei Impatiens und auch bei anderen Objekten nicht zu zweifeln ist. Ebenso wird ja auch durch Beleuchtung eines durch Verdunklung gesenkten, mit Gelenk versehenen Blattes, die Hebung, also auch die Verlängerung der Unterseite, beschleunigt, weil das Licht schneller die Expansionskraft der oberen Gelenkhälfte vermindert.

Nach den Untersuchungen Prantl's [1]) ist nicht daran zu zweifeln, dass alle Blätter im Finstern schneller als am Licht wachsen, aber es ist wohl zu unterscheiden zwischen diesem in constanter Finsterniss

1) Arbeiten d. bot. Instituts in Würzburg 1873, Heft III, p. 383.

schnellerem Wachsthum und dem stossweise so ansehnlich beschleunigten Wachsthum, wie es durch den Act der Verdunklung an sich periodisch bewegenden Blattorganen hervorgerufen wird. Hierbei nimmt das Blatt nicht einfach die Wachsthumsschnelligkeit an, welche ihm bei constanter Finsterniss zukommt, sondern führt einen plötzlichen Zuwachs mit weit grösserer Schnelligkeit aus, ein Verhalten, das wir in analoger Weise späterhin auch bezüglich der Temperaturschwankungen für die Blüthen von Crocus kennen lernen werden.

Ein Versuch mit Impatiens noli tangere mag hier einen Platz finden. Eine Pflanze wurde Abends dunkel gestellt und am anderen Morgen, während sie im Finstern blieb und die Blätter keine Bewegung ausführten, der Zuwachs an auf der Oberseite der Bewegungszone angebrachten Marken gemessen. Die Distanz dieser hatte sich von 8 bis 12 Uhr Morgens um 1,5 Strich (182 auf 183,5) vermehrt, dann kam die Pflanze bis 2 Uhr Nachmittags an helles Tageslicht, um nun verdunkelt zu werden und zeigte in Folge dessen nach $^1/_2$ Stunde eine Verlängerung um 8 Strich (184 auf 192), während auf dem gleichen Querschnitt, aber auf der Unterseite angebrachte Marken eine Verkürzung um 0,5 Strich (188 auf 187,5) ergaben. Es würde hiernach das Wachsthum in der Mitte der Bewegungszone $\frac{8-0,5}{2} = 3,75$ Strich betragen haben. Dieses Wachsthum ist mit dem ohne Bewegung im Finstern ausgeführten vergleichbar und zeigt, wie sehr gross die Beschleunigung durch den Act der Verdunklung ist. Das hierbei beobachtete Wachsthum würde auf 1 Stunde berechnet 7,5 Strich ausmachen, während das stündliche Wachsthum in constanter Dunkelheit nur 0,37 Strich gleichkommt. Zwei andere, gleiches Resultat gebende Versuche unterlasse ich hier mitzutheilen und bemerke nur noch, dass während der Zeit der Verdunklung die als Controle beobachteten Pflanzen keine Bewegung der Blätter unter constanten äusseren Verhältnissen ausführten und an seit Morgens dunkel gehaltenen Pflanzen vorgenommene Messungen für die Nachmittagsstunden kein schnelleres Wachsthum der Bewegungszone als für die Morgenstunden ergaben. Die ansehnliche plötzliche Beschleunigung des Wachsthums durch Lichtentziehung ist übrigens auch aus den in Tab. I — IV mitgetheilten Versuchen zu ersehen.

Die gleichsinnige Beschleunigung des Wachsthums beider antagonistischen Hälften ist durch die mitgetheilten Versuche vollkommen festgestellt, es ist aber auch in anderer Weise sehr schlagend darzuthun, dass Helligkeitszunahme das Wachsthum der Unterseite der Bewegungszone bei den Blättern von Impatiens verlangsamt, indem man

nämlich beide Seiten ansehnlicher, die untere aber relativ stärker beleuchtet. Ich brachte zu dem Zwecke Topfpflanzen unter verdunkelnde Recipienten, die ich des Morgens so in die Höhe hob, dass der untere Rand des Pappcylinders ein wenig tiefer als das zu beobachtende Blatt stand. Dieses senkte sich in Folge dessen bei den verschiedenen Versuchen innerhalb 2 Stunden (8—10 Uhr Morgens) um 25 bis 45 Grad, während zur Controle im Dunklen gelassene Pflanzen in dieser Zeit keine, oder höchstens eine bis zu 2 Grad gehende Bewegung der Blätter aufzuweisen hatten. Als aber am anderen Tage die Controlpflanzen als Versuchsobjekte und diese als Controlpflanzen dienten, führten wieder nur die beleuchtet werdenden Objekte Senkungen der Blätter aus, welche hier, wie auch in anderen Fällen, an geeignet angebrachten (gewöhnlichen) Gradbogen abgelesen wurden. Würde Helligkeitszunahme das Wachsthum der unteren Seite beschleunigen, so hätten sich die Blätter nothwendig heben müssen und dieses um so mehr, als ja nachweislich das Wachsthum der Oberseite durch Zunahme der Beleuchtung verlangsamt wird, die zuvor dunkle Oberseite in unseren Versuchen aber, wenn auch relativ schwächer als die Unterseite beleuchtet wurde.

Versuche, die Methode der einseitigen Operation auch an den Blattstielen von Impatiens anzuwenden, führten zu keinem Resultate und wenn es nun wohl auch möglich sein mag, an kräftigeren Objekten zum Ziele zu kommen, so ist doch zu bedenken, dass diese Methode mit nutirenden Blattorganen nicht so elegante Resultate, wie mit Gelenken geben kann. Da ausserdem die mir bekannten Objekte mit kräftigerer Bewegungszone nur in geringem Grade paratonisch empfindlich sind und die gleichsinnige Wirkung von Beleuchtungswechsel auf die antagonistischen Gewebe zur Genüge in anderer Weise festgestellt war, so hatte ich keine Veranlassung noch weitere Versuche mit Hülfe einseitiger Operation anzustellen.

Bei den meisten periodische Nutationsbewegungen ausführenden Blattorganen sind die paratonischen Bewegungen, soweit diese ausschliesslich auf die Wirkung des Beleuchtungswechsels fallen, zu gering, um von Messungen auf den antagonistischen Seiten beweisende Resultate erwarten zu können. Die andere bei Impatiens angewandte Methode, relativ stärkere Beleuchtung der Unterseite der Bewegungszone, führte bei den Abends sich senkenden Strahlenblüthen von Pyrethrum corymbosum, bei gleicher Ausführung des Experimentes, zu demselben Resultat wie bei der erstgenannten Pflanze. Periodisch nutirende, sich Abends senkende Blätter sind bis jetzt in nur geringer

Zahl bekannt, bei den Pflanzen aber, welche Abends ihre Blätter heben, dürfte die fragliche Methode nicht mit Aussicht auf jedesmaligen sicheren Erfolg anzuwenden sein. Die Oberseite dieser Blätter wird immer relativ stärker beleuchtet und doch führen dieselben jeden Morgen die durch die allseitige Helligkeitszunahme bedingte, hier in einer Senkung bestehende paratonische Bewegung aus, weil diese, vermöge der specifischen Eigenthümlichkeit der Bewegungszone, den Effect der einseitig stärkeren Beleuchtung der oberen Seite überwiegt. Mir fehlen übrigens Erfahrungen, ob es bei sorgfältiger Versuchsanstellung möglich ist, mit Hülfe relativ stärkerer Erhellung auch für die letztgenannten Blätter den Nachweis zu führen, dass die Oberseite, deren Wachsthum bei der abendlichen Hebung der Blätter gehemmt wird, durch Licht eine Verlangsamung ihres Wachsthums erfährt.

Ein Argument, dass Beleuchtungswechsel gleichsinnig auf die antagonistischen Hälften periodisch nutirender Blätter wirkt, liefert auch der Gang der durch Verdunklung hervorgerufenen Receptionsbewegungen. Diese bestehen, welche Pflanzen (Blätter und Blüthen) ich auch immer untersuchte, wie bei Impatiens aus einer hin- und rückgängigen Bewegung, eine Folge der gleichsinnigen, aber ungleich schnellen Wachsthumsbeschleunigung in den antagonistischen Hälften der Bewegungszone. Eine solche Deutung fordern die Erfahrungen an Impatiens und wenn wohl auch nicht zu zweifeln, dass sie vollkommen richtig ist, so darf man doch nicht vergessen, dass allein aus dieser Art des Ganges einer Receptionsbewegung, der obige Schluss nicht mit absoluter Sicherheit gezogen werden kann. Denn es wäre z. B. auch möglich, dass nach einer, durch stossweise beschleunigtes Wachsthum einer antagonistischen Hälfte hervorgerufenen Hebung oder Senkung eines Blattes, diese Hälfte zunächst selbst langsamer als in constanter Finsterniss wüchse, während die antagonistische Partie der Bewegungszone einfach ihr früheres Wachsthum beibehielt und so die rückgängige Bewegung zu Stande brächte.

Die täglichen periodischen Bewegungen verdanken, wie schon früher bemerkt wurde, ihre Entstehung den durch Beleuchtungswechsel hervorgerufenen einfachen Receptionsbewegungen. Diese haben Nachwirkungsbewegungen zur Folge, gleichsam wie ein angestossenes Pendel schwingt das Blatt noch einigemal hin und her und aus Combination dieser Nachwirkungen und den mit dem Tageswechsel Hand in Hand gehenden neuen paratonischen Wirkungen geht die Tagesperiode hervor, deren, durch Summation von Einzelwirkungen entstandene Amplitude auch dann sehr gross sein kann, wenn eine einmalige Verdunk-

lung einen nur geringen Ausschlag hervorbringt. Die täglichen periodischen Bewegungen werden im Dunklen, wie bei constanter Beleuchtung, noch einige Zeit mit sich verringernder Amplitude fortgesetzt und zwar indem je eine antagonistische Seite gegen Morgen oder Abend ein beschleunigtes Wachsthum ausführt.

Dass die mit dem Tageswechsel ausgeführt werdenden Bewegungen durch beschleunigtes Wachsthum je einer antagonistischen Seite zu Stande kommen, ist schon früher von mir [1]) für Blüthen nachgewiesen worden. Ebenso ist es aber auch bei den Blättern von Impatiens und anderen Pflanzen, was auch gar nicht anders zu erwarten war, da ja die täglichen periodischen Bewegungen Folge der einfachen Receptionsbewegungen sind und demgemäss mit der Bewegungsmechanik dieser übereinstimmen werden. Für die Blätter von Impatiens noli tangere zeigen die in Tabelle V mitgetheilten Messungen, dass Senkung der Blätter am Abend und ebenso die bei Lichtabschluss stattfindenden Bewegungen, durch entsprechendes Wachsthum in der Bewegungszone hervorgebracht werden.

Tabelle V.

Messungen auf der Oberseite der Blätter von Impatiens noli tangere.

Vergrösserung 80. — 1 Theilstrich = 0,00813 Millim.

Versuch 1.			Versuch 2.	Versuch 3.
			Am Tageslicht:	
4/7. 1873.	5 Nachm.	126	93	140
»	11 »	135,5	103	151
			Von nun an dunkel gehalten:	
5/7. 1873.	$7^1/_2$ Vorm.	136	104	152
»	5 Nachm.	139	106	153,5
»	11 »	144	111	156,5
6/7. 1873.	$7^1/_2$ Vorm.	144	112	157

Die Messungen des Versuchs 2 sind thatsächlich um 2 Minuten, die des Versuchs 3 um 5 Minuten später angestellt als im Versuch 1. — Temp. 22—23 C.

Aus der vorstehenden Tabelle ist ersichtlich, dass die im Dunklen ausgeführten Senkungen der Blätter in gleicher Weise durch beschleunigtes Wachsthum der Oberseite der Blätter zu Stande kommen, wie die gleichsinnigen Bewegungen am Tageswechsel verweilender Pflanzen. Dieses beschleunigte Wachsthum vollzieht sich zwischen 5 und 11 Nachmittags, während von 11 Nachmittags bis $7^1/_2$ Vormittags und

1) Physiol. Untersuchungen p. 173.

von hier ab bis 5 Nachmittags die Oberseite einen verhältnissmässig nur geringen Zuwachs erfährt. Dabei hatten die Blätter zwischen den beiden letzten Beobachtungen (5/7. 11 Nachm. bis 6/7. $7^1/_2$ Vorm.) sich noch um 20 bis 40 Grad gehoben und aus den, etwa zu gleichen Stunden wie bei normalem Beleuchtungswechsel vollzogenen Hebungen folgt, dass diese rückgängige Bewegung durch beschleunigtes Wachsthum der Unterseite bewirkt wird, da sich ja die Oberseite, wie die Messungen zeigen, nicht verkürzt. Auch die in Tabelle VI aufgeführten, mit Blüthen von Leontodon hastilis ausgeführten Versuche ergeben für die Innenseite (Oberseite) während des Aufenthalts im Dunklen ein beschleunigtes Wachsthum in den Morgenstunden, für die Aussenseite (Unterseite) hingegen eine Beschleunigung des Wachsthums am Nachmittage, also gleiches Verhalten, wie es die am Tageslicht sich öffnenden und schliessenden Blüthen zeigen.

In den Tabellen VI und VII sind unter *b* und *c* die procentischen, auf je eine Stunde berechneten Zuwachse zusammengestellt. So ist z. B. in Versuch 1 (Tab. VI) zwischen $6^1/_4$ und 9 Morgens (in $2^3/_4$ Stunden) ein Zuwachs von 144 auf 145,5 also um 1,5 Theilstrich gemessen und demnach der für eine Stunde und in Procenten ausgedrückte Zuwachs $\frac{1{,}5 \,.\, 100}{144 \,.\, 2{,}75} = 0{,}38$ Procent. Die Messungen wurden immer zugleich auf Aussen- und Innenseite vorgenommen und die beiderseitigen Marken so genau als möglich auf demselben Querschnitt der Blüthenröhre angebracht. Als Objekte dienten Blüthenköpfchen an denen der Hüllkelch und alle Blüthen bis auf die zu messende entfernt waren. Führt man den Blüthenstiel durch einen Kork in mit Wasser gefüllte kurze Reagensröhren, so lässt sich bequem auf dem Objekttisch messen, indem man die Gläschen z. B. in die Rinne eines geeignet ausgefeilten und auf einen Objektträger befestigten Korkes klemmt.

Aus den Tabellen VI *b* und *c* ist ersichtlich, dass, wie es ja auch die täglichen periodischen Bewegungen erfordern, die antagonistischen Hälften sich bezüglich ihres Wachsthums gerade entgegengesetzt verhalten, die Verlängerung der einen Hälfte also abnimmt, wenn das Wachsthum der anderen zunimmt und umgekehrt. Eine Beschleunigung des Wachsthums der Innenseite durch Beleuchtung am Morgen ist aus dem Vergleich der in Tabelle VI *c* und VII *c* gelieferten Zusammenstellung nicht zu entnehmen; die procentischen, stündlichen Zuwachse sind in beiden Fällen die gleichen, obgleich das einemal die Blüthen während des ganzen Tages (17/8) dunkel blieben, das anderemal gegen 6 Morgens (siehe die dritte Verticalreihe), zu der Zeit in

Tabelle VI*a*.

Messungen an Blüthen von Leontodon hastilis.

Vergrösserung 70. — 1 Theilstrich = 0,00813 Millim.

Versuch 1.		Versuch 2.		Versuch 3.	
Aussen	Innen	Aussen	Innen	Aussen	Innen
16/8 73.		Am Tageslicht:			
11 Vorm. 119	120	11¼ Vorm. 107	118	11½ Vorm. 125	118
9¾ Nachm. 139	130,5	10 Nachm. 128	119	10½ Nachm. 142	119
17/8 73.		Von nun an dunkel:			
6¼ Vorm. 144	144	6½ Vorm. 128	134	6¾ Vorm. 143	133,5
9 » 145,5	156	9 » 128	150	9½ » 143	145
4¼ Nachm. 163	162	4½ Nachm. 147	158	4½ Nachm. 160,5	148

Tabelle VI*b*.

Wachsthum der Aussenseite auf 1 Stunde und in Procenten berechnet.

	Am Tageslicht	Im Dunklen		
	11 Vorm. bis 10½ Nachm.	9¾ Nachm. bis 6¾ Vorm.	6¼ Vorm. bis 9½ Vorm.	9 Vorm. bis 4½ Nachm.
Versuch 1.	1,56%	0,42%	0,38%	1,66%
Versuch 2.	0,96%	0	0	2,53%
Versuch 3.	1,24%	0,08%	0	1,75%

Tabelle VI*c*.

Wachsthum der Innenseite auf 1 Stunde und in Procenten berechnet.

	Am Tageslicht	Im Dunklen		
	11 Vorm. bis 10½ Nachm.	9¾ Nachm. bis 6¾ Vorm.	6¼ Vorm. bis 9½ Vorm.	9 Vorm. bis 4½ Nachm.
Versuch 1.	0,81%	1,22%	3,03%	0,53%
Versuch 2.	0,08%	1,48%	4,78%	0,71%
Versuch 3.	0,07%	1,48%	3,13%	0,30%

Zu den Tabellen VI *b* und *c*, sowie VII *b* und *c* sind als Zeiten über den Verticalreihen die Stunden gesetzt, welche die Beobachtungszeiten der einzelnen Versuche in sich einschliessen. Wo, wie z. Th. in den Versuchen 2 und 3 der

Tabelle VII*a*.

Messungen an Blüthen von Leontodon hastilis.

Vergrösserung 70. — 1 Theilstrich = 0,00813 Millim.

Versuch 1.		Versuch 2.		Versuch 3.	
Aussen	Innen	Aussen	Innen	Aussen	Innen
16/8 73.		Am Tageslicht:			
11½ Vorm. 135	104	11¾ Vorm. 113	124	12 Vorm. ?	92,5
10½ Nachm. 158	109	10¾ Nachm. 119	126	11 Nachm. 107,5	92,5
17/8 73.		Nun verdunkelt:			
6 Vorm. 160	121	6½ Vorm. 119	139	6½ Vorm. 107,5	104
		Zurück ans Tageslicht:			
8¾ Vorm. 162	133	9¼ Vorm. 119,5	155,5	9¼ Vorm. 106	114
3¾ Nachm. 189	142	4 Nachm. 137	163,5	4 Nachm. 117	115

Tabelle VII*b*.

Wachsthum der Aussenseite auf 1 Stunde und in Procenten berechnet.

	Am Tageslicht	Verdunkelt	Am Tageslicht	
	11½ Vorm. bis 11 Nachm.	10½ Nachm. bis 6½ Vorm.	6 Vorm. bis 9¼ Vorm.	8¾ Vorm. bis 4 Nachm.
Versuch 1.	1,47%	0,17%	0,46%	2,37%
Versuch 2.	0,47%	0	0,15%	2,17%
Versuch 3.	?	0	0	1,54%

Tabelle VII*c*.

Wachsthum der Innenseite auf 1 Stunde und in Procenten berechnet.

	Am Tageslicht	Verdunkelt	Am Tageslicht	
	11½ Vorm. bis 11 Nachm.	10½ Nachm. bis 6½ Vorm.	6 Vorm. bis 9¼ Vorm.	8¾ Vorm. bis 4 Nachm.
Versuch 1.	0,43%	1,47%	3,60%	0,97%
Versuch 2.	0,13%	1,33%	4,32%	0,77%
Versuch 3.	0	1,65%	3,84%	0,13%

Tabelle VII*a* gleiche Beobachtungszeiten für zwei Versuche angeführt sind, ist in einem Versuch die Messung thatsächlich um 5 Minuten später vorgenommen worden. Die Temperatur während der Versuchsdauer betrug 22,2 bis 23,0 C.

welcher die Oeffnungsbewegung der Blüthen am lebhaftesten ist, an sehr helles Tageslicht kamen. Thatsächlich wird die Beleuchtung doch eine kleine Förderung des Wachsthums auf der Innenseite bewirken, weil, wie leicht nachzuweisen, durch jene die Oeffnungsbewegung beschleunigt und deren Amplitude vermehrt wird. Es ist dieses aber, wie ich früher (p. 17) auseinandersetzte, nur Folge der schnelleren Hemmung des Wachsthums auf der Aussenseite und demgemäss ist die durch Beleuchtung veranlasste Wachsthumsbeschleunigung vom Licht nur in indirecter Weise abhängig. Dass die in den Tabellen verzeichneten und auch andere hier nicht mitgetheilte Versuche, kein gefördertes Wachsthum der Innenseite durch Erhellung ergeben, kann nicht überraschen, da ja die Beschleunigung jedenfalls nur gering ist und gegenüber den Verschiedenheiten, wie sie namentlich Alter und ungleiche Lage der Wachsthumszone, resp. der Messungsmarken bedingen, zurücktritt.

Das Wachsthum der Innenseite, welches bei unseren Blüthen, und auch bei anderen Objekten, während der Schliessung so sehr verlangsamt wird, beginnt jedenfalls sehr bald, oder sogleich nachdem diese ausgeführt ist, wieder langsam zuzunehmen. Die in nachfolgender Tabelle VIII verzeichneten Versuche zeigen, dass bei Blüthen von Leontodon hastilis, deren Köpfchen gegen 8 Abends vollkommen geschlossen waren, die Beschleunigung des Wachsthums der Unterseite in zwei Fällen zwischen 7 und 11 Uhr Abends, in zwei anderen Fällen freilich erst später begonnen hatte.

Die Messungen, welche den in nachstehender Tabelle zusammengestellten, auf 1 Stunde berechneten procentischen Werthen zu Grunde liegen, unterlasse ich hier mitzutheilen. Die Blüthen befanden sich bei Ausführung der Versuche zunächst am Tageslicht und wurden dann um 11 Abends unter einen Recipienten gebracht und bis 8 Morgens dunkel gehalten.

Tabelle VIII.

Wachsthum der Innenseite auf 1 Stunde und in Procenten berechnet.

	8 Vorm. bis 4 Nachm.	4 Nachm. bis 7 Nachm.	7 Nachm. bis 11 Nachm.	11 Nachm. bis 8 Vorm.
Versuch 1.	1,62%	0,04%	1,18%	1,62%
Versuch 2.	0,5%	0	0,47%	2,70%
Versuch 3.	0,32%	0	0	2,38%
Versuch 4.	0,93%	0	0	2,05%

Für verschiedene andere Blüthen wurde bereits früher von mir festgestellt, dass die das tägliche Oeffnen und Schliessen vermittelnden Wachsthumsvorgänge analog denen bei Leontodon hastilis sind. Von Laubblättern habe ich noch die von Chenopodium album, Siegesbekia flexuosa, Amaranthus retroflexus, Nicotiana rustica, Malva spec. und Wigandia urens untersucht, und auch für diese gefunden, dass beschleunigtes Wachsthum der antagonistischen Seiten die täglichen periodischen Bewegungen bedingt. Ich hatte schon Gelegenheit zu erwähnen, dass für Nicotiana rustica bei der abendlichen Hebung der Blätter immer auf beiden Seiten, auf der Unterseite jedoch in höherem Maasse Zuwachs gefunden wurde und habe auch schon (p. 18) auf die bedingenden Ursachen eines solchen Verhaltens aufmerksam gemacht. So wurde z. B. in einem Falle für ein junges Blatt zwischen 5 und 8 Uhr Abends auf der Oberseite eine Verlängerung von 2 Theilstrichen, auf der Unterseite von 5 Theilstrichen gefunden, wobei die Messungsmarken auf gleichem Blattquerschnitt standen und die Zahl der faktisch abgelesenen Striche in beiden Fällen ziemlich dieselbe war. Beiläufig sei hier noch bemerkt, dass bei Wigandia urens Blattstiel und unterer Theil der Mittelrippe dick genug sind, um an jugendlichen Blättern, trotz einer nicht sehr ansehnlichen täglichen periodischen Bewegung, den ungleichen beiderseitigen Zuwachs mit Hülfe von Cartonstreifen messen zu können.

Die täglichen periodischen Bewegungen aller untersuchten nutirenden Objekte werden durch analoge Wachsthumsvorgänge ermittelt und da nun die Tagesperiode nur Folge paratonischer Lichtwirkung ist, hierbei aber, wie namentlich für die Blätter von Impatiens noli tangere mit vollkommener Sicherheit nachgewiesen ist, das Wachsthum der antagonistischen Hälften der Bewegungszone gleichsinnig beeinflusst wird, so ist auch hiernach, wie auch auf Grund anderer schon auseinandergesetzter Verhältnisse, nicht daran zu zweifeln, dass überhaupt bei den durch Beleuchtungswechsel hervorgerufenen Nutationsbewegungen in allen Fällen Abnahme der Helligkeit Beschleunigung, Zunahme der Helligkeit Verlangsamung des Wachsthums hervorruft. Wenn auch thatsächlich durch Helligkeitszunahme eine Förderung des Wachsthums in einer antagonistischen Hälfte zu Stande kommt, so ist dieses eben nur Folge besonderer Verhältnisse, durch welche die directe, im entgegengesetzten Sinne thätige Wirkung des Lichtes eliminirt wird; die fragliche Wachsthumsbeschleunigung ist nur Resultirende besonderer Combinationen. Mit diesem Nachweis ist meine früher aus-

gesprochene Ansicht widerlegt [1]), nach welcher das Wachsthum der Zellen antagonistischer Hälften, vermöge specifischer Organisation in gerader entgegengesetzter Weise, analog wie das Wachsthum gewisser Zellen durch Schwerkraft, beeinflusst werden sollte. Ebenso werde ich weiterhin zeigen, dass auch bei den durch Temperaturschwankungen hervorgerufenen Bewegungen gewisser Blüthen, die Gewebe der Bewegungszone in gleichsinniger Weise Beschleunigung oder Verlangsamung des Wachsthums erfahren.

III. Die täglichen periodischen Bewegungen.

Die bei künstlicher continuirlicher Beleuchtung von einigen Forschern erhaltenen Resultate zeigen, dass die täglichen periodischen Bewegungen in jedem Falle in Beziehung zum Beleuchtungswechsel stehen und dieses geht auch ohne weiteres daraus hervor, dass jene Bewegungen bei uns, wie bei unseren Antipoden, mit dem Tageswechsel zusammenfallen. Unter Berücksichtigung des von verschiedenen Forschern festgestellten Faktums, dass die täglichen periodischen Bewegungen auch im Dunklen und bei constanter Beleuchtung fortgesetzt werden, bleibt für die Ausbildung der Tagesperiode nur eine zweifache Möglichkeit; entweder kommt der Pflanze als historisch gegebene Eigenschaft eine Bewegung der Blattorgane zu, welche durch den Beleuchtungswechsel nur zeitlich regulirt wird, oder eine erbliche Bewegung ist nicht im Spiele und Beleuchtungswechsel ruft die täglichen periodischen Bewegungen erst hervor, die dann, einmal in Scene gesetzt, auch unter constanten Verhältnissen noch einige Zeit fortdauern. Auch in diesem Falle handelt es sich nur um die Hervorrufung der Bewegungen, der bewegungsfähige Mechanismus aber ist als historisch gegeben vorausgesetzt.

De Candolle [2]), welcher bereits die obigen Fragen aufwarf, hielt es für wahrscheinlicher, dass Beleuchtungswechsel die alleinige Ursache der täglichen periodischen Bewegungen sei, spätere Autoren aber, wie Dutrochet [3]), Sachs [4]) und Hofmeister [5]) haben, so

1) Physiol. Untersuchungen 1873, p. 212.

2) Mémoires présentés par divers savans 1806, Bd. I, p. 349. Späterhin scheint De Candolle Lichtwechsel als Regulator angesehen zu haben, vgl. Pflanzenphysiologie übers. von Röper 1835, Bd. II, p. 640.

3) Mémoires pour servir a l'histoire des végétaux et des animaux 1837, p. 287 der Brüsseler Ausgabe.

4) Flora 1863, p. 469. Experimentalphysiologie 1865, p. 44 und 490.

5) Pflanzenzelle 1867, p. 331.

weit mir bekannt, Erhellung und Verdunklung nur als Regulator erblicher periodischer Bewegungen angesehen. Diese Ansicht trifft aber nicht zu, vielmehr werden, wie ich schon im Verlauf dieser Abhandlung erwähnt habe, die täglichen periodischen Bewegungen ausschliesslich durch Beleuchtungswechsel hervorgerufen. Unabhängig von diesem und überhaupt von äusseren Verhältnissen, sind die autonomen Bewegungen, welche zuerst von Sachs scharf von den täglichen periodischen Bewegungen unterschieden wurden.

1. Aufhebung der täglichen Bewegungen durch continuirliche Beleuchtung.

Um die Entstehung der täglichen periodischen Bewegungen verfolgen zu können ist künstliche Beleuchtung unentbehrlich. Eine solche wurde zuerst mit Erfolg von De Candolle [1]) angewandt, welcher, wie auch Meyen [2]), für Mimosa pudica Beschleunigung der periodischen Bewegungen bei constanter Beleuchtung angibt. Beiden Forschern gelang es durch Verdunklung am Tage und Beleuchtung während der Nacht, die täglichen periodischen Blattbewegungen der genannten Pflanze umzukehren, was von De Candolle auch mit einigen Blüthen ausgeführt wurde. Gleiche Versuche dieses Forschers mit anderen Blättern und Blüthen führten zu keinem bestimmten Resultat; bei einigen Pflanzen wurden die Bewegungen wohl unregelmässiger als sie zuvor unter dem Einfluss des Tageswechsels gewesen waren, andere Blätter, wie die von Oxalis stricta und incarnata, bewegten sich in gewöhnlicher Weise, als während 3 Tagen Nachts erleuchtet und Tags verdunkelt wurde. Vielleicht ist die zu kurze Dauer des Experimentes Ursache des negativen Resultates, vielleicht liegen auch andere Fehler zu Grunde, jedenfalls hat Meyen bereits gezeigt, dass sich die täglichen periodischen Bewegungen der Blättchen einer anderen Art von Oxalis (tetraphylla) durch künstliche Beleuchtung verlegen lassen und zu einem gleichen Resultat ist Meyen auch bezüglich des Hauptblattes von Hedysarum gyrans gekommen [3]). Meyen bediente sich nur einer Argand'schen Lampe, während De Candolle mit 6 Argand'schen Lampen operirte, deren Licht angeblich $^5/_6$ des hellen diffusen Tageslichtes ausmachten [4]).

1) L. c., p. 337 ff.

2) Pflanzenphysiologie 1839, Bd. III, p. 480.

3) L. c., p. 555.

4) Durch mit Linsen concentrirtes Lampenlicht konnte Bory d. St. Vincent (Annal. general. d. scienc. physiques 1819, Bd. I, p. 142) Blätter einiger Pflanzen

In jüngster Zeit hat Bert [1]) die Wirkung continuirlicher Beleuchtung auf Mimosa pudica verfolgt. Die Beleuchtung geschah mit drei Lampen (einer Carcel'schen und 2 anderen deren Construction nicht erwähnt ist), die $^1/_2$ Meter von der Pflanze entfernt so aufgestellt waren, dass ihr Licht schief von oben auf die Blätter fiel. Die Lampen wurden nur während der Nacht angezündet, am Tage standen die Pflanzen am Tageslicht und waren bei dieser Methode jedenfalls erheblichen Helligkeitsschwankungen ausgesetzt. Doch zeigen diese Versuche sehr evident, dass sich die Bewegungsamplitude der Hauptblattstiele von Mimosa pudica mit continuirlicher Beleuchtung allmählich verringert, unter dem Einfluss des täglichen Beleuchtungswechsels aber wieder auf die ursprüngliche Grösse zurückkehrt. (Siehe die graphische Darstellung, l. c., p. 18.) So ist z. B. (Blatt Nr. 1, l. c., p. 14—17) die Bewegungsamplitude eines Blattstieles, welche am Tageswechsel während 4 Tagen 40 bis 50 Grad betrug, in Folge der continuirlichen Beleuchtung am fünften Tage auf 15 Grad gesunken, steigt dann aber unter dem Einfluss des täglichen Beleuchtungswechsels am ersten Tage auf 25 Grad und hat am dritten Tage wieder die frühere Grösse (45°) erreicht.

Bei meinen Beleuchtungsversuchen bediente ich mich des in Fig. 3 abgebildeten Apparates. Das von zwei Gaslampen mit möglichst grossen Argand'schen Brennern gelieferte Licht fällt direct, und ausserdem durch je einen Hohlspiegel reflectirt, auf die Versuchspflanze, welche zwischen zwei parallelwandigen, mit Wasser angefüllten Glasgefässen aufgestellt ist. Die von mir angewandten, aus Weissblech gefertigten Hohlspiegel haben bei einem Krümmungsradius von 62 Centim. eine grösste Sehne von 39 Centim. [2]). Diese Spiegel wurden etwa 90 Centim. von der Pflanze entfernt so aufgestellt, dass die Achse des reflectirten Lichtkegels einen Winkel von 30 bis 40 Grad mit dem Horizont bildete. Dabei wurde der Vereinigungspunkt der

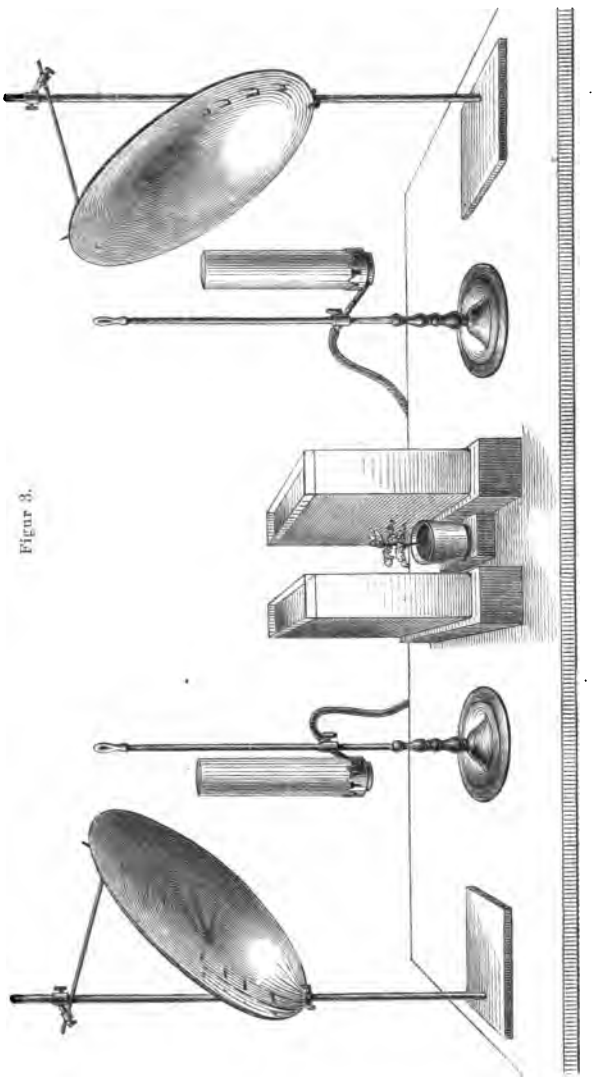
---

Nachts in Tagstellung bringen, doch ist der hier jedenfalls sehr starken Erwärmung keine Rechnung getragen. Dieses gilt auch bezüglich eines von Hoffmann (Annal. d. sc. naturell. 1850, p. 314) mit künstlichem Licht an den Blüthen von Galanthus nivalis angestellten Versuches, da diese gegen Temperaturschwankungen ziemlich empfindlich sind. — Künstliche Beleuchtung, aber ohne Erfolg, ist auch versucht von Duhamel (Physique des arbres 1758, II, p. 189), Fée (cit. bei Royer) und Royer (Annal. d. sc. naturell. 1868, p. 372).

1) Mémoir. de l'Acad. d. scienc. phys. et natur. d. Bordeaux 1870, Bd. VIII, p. 11 ff. des Separatabdruckes.

2) Diese Spiegel benutzte ich 1874, bei den 1873 in Marburg angestellten Versuchen bediente ich mich zweier Messingspiegel von etwas geringerem Krümmungsradius.

Strahlen hinter die Versuchspflanze gelegt, und zwar so, dass sämmtliche Blätter dieser erleuchtet wurden, wozu in allen Fällen eine erleuchtete Fläche von 50 bis 90 Millim. Durchmesser ausreichte, da stets nur kleine Exemplare von Pflanzen zu den Versuchen genommen wurden. Die benutzten parallelwandigen Glasgefässe messen 20 Centim. in der Länge, 19 Centim. in der Breite und $5^1/_2$ Centim. im Lichten. Die Temperatur hielt sich bei dieser Dicke der Wasserschicht zwischen den Glasgefässen 2 bis 5 Grad über der Lufttemperatur, ohne dass es nöthig gewesen wäre einen Wasserstrom durch die Cüvetten zu leiten. Eine derartige Temperaturerhöhung ist für unseren Zweck ohne Bedeutung, da die zu den Versuchen verwandten Pflanzen nachweislich nicht merklich darauf reagiren.



Figur 3.

Die Pflanzen wurden nur Nachts erleuchtet, Tags aber in einem mässig hellen diffusen Tageslicht gehalten, das aus einer Pflanze von Elodea canadensis ungefähr ebensoviel Gasblasen wie das künstliche Licht ausschied. Die Kohlensäurezersetzung ist nun freilich kein Maassstab für die Wirkungsfähigkeit des gemischten Lichtes auf die periodischen Bewegungen, welche von der stärker brechbaren Hälfte

des Sonnenspectrums am stärksten beeinflusst werden, indess sind Erörterungen hierüber unnöthig, da mit unserem Beleuchtungsapparat der beabsichtigte Zweck, die täglichen periodischen Bewegungen aufzuheben, erreicht wurde. Da dieses auch ohne Vermeidung gewisser Helligkeitsschwankungen gelang, so hatte ich keine Veranlassung danach zu trachten, jene Schwankungen noch mehr zu vermeiden.

Bei continuirlicher Beleuchtung vermindert sich die Amplitude der täglichen periodischen Bewegungen allmälig und wenn den Versuchsobjekten keine autonomen Bewegungen zukommen, werden die Blätter endlich bewegungslos, sind aber dabei vollkommen paratonisch empfindlich. In einem mit Acacia lophantha angestellten Versuch wurde eine kleine, 4 Blätter tragende Topfpflanze am 13/6. 1873 an diffusem Licht gehalten und Abends erleuchtet. An diesem Tage schlossen sich die Blättchen vollkommen, am folgenden fast ganz, am 15/6. war die Bewegungsamplitude jedes Blättchens etwa 70 Grad, am 16/6. 15 bis 35 Grad, am 17/6. 5 bis 20 Grad und als dann am 19/6. Helligkeitsschwankungen so viel als möglich vermieden wurden, war die Amplitude jedenfalls geringer als 5 Grad. Die periodischen Bewegungen hatten also faktisch aufgehört, die Blättchen waren dabei an älteren Blättern beinahe plan ausgebreitet, an den jüngeren Blättern bis zu 130 Grad gegeneinander geneigt.

Ein gleiches Resultat wie Acacia lieferte ein am 27/5. 1874 begonnener Versuch mit Impatiens noli tangere. Die Bewegungsamplitude eines an einem Gradbogen spielenden Blattes war bei Beginn am 27/5. = 85 Grad, dann am 28/5. = 60 Grad, am 29/5. = 38 Grad, am 30/5. = 14 Grad, am 31/5. = 10 Grad, am 1/6. = 6 Grad, am 2/6, bei möglichst sorgfältiger Vermeidung von Beleuchtungsschwankungen, 3 Grad. Dabei befanden sich die Blätter in einer der Tagstellung entsprechenden Lage und wurden durch Verdunklung in $^1/_2$ Stunde in volle Nachtstellung übergeführt. Bei dieser Pflanze, wie auch bei Acacia, wurde eine irgend auffallende Beschleunigung der Tagesperiode nicht gefunden. Die Beobachtungen wurden am Tage stündlich, in der Nacht (11 Abends bis 6 Morgens) alle 2 Stunden vorgenommen.

Ausser in den beiden angeführten Fällen verfuhr ich in einer etwas anderen, schneller zum Ziel führenden Weise, um die täglichen periodischen Bewegungen zu eliminiren. Die zu dem Versuche bestimmten, bis dahin am Tageswechsel gehaltenen Pflanzen, wurden zwischen 1 und $3^1/_2$ Uhr Nachmittags verdunkelt und dann Abends gegen 7 Uhr mit künstlichem Licht beleuchtet. Unter diesen Umständen sind die

paratonische Wirkung der Erhellung und die rückgängige Bewegung der durch Verdunklung hervorgerufenen Receptionsbewegung im entgegengesetzten Sinne thätig, wie das durch die Nachwirkung der Tagesperiode bedingte Bewegungsstreben und als Resultirende dieser Faktoren beginnt meist bald nach der Beleuchtung eine auf Erreichung der Tagstellung zielende Hebung, resp. Senkung der Blätter. Wird dann die Pflanze weiterhin continuirlich beleuchtet, so sind tägliche periodische Bewegungen gewöhnlich in wenigen Tagen nicht mehr zu bemerken. Eine Pflanze von Acacia lophantha, welche Nachmittags 2 Uhr verdunkelt worden war und Abends $7^1/_2$ Uhr künstlich erleuchtet wurde, liess schon nach 20 Minuten die beginnende Oeffnung der zuvor ganz aufeinanderliegenden Blättchen erkennen und nach 1 Stunde waren diese plan ausgebreitet. Als die Pflanze nun weiterhin continuirlich beleuchtet wurde, zeigte sie schon am dritten Tage keine periodischen Bewegungen mehr. Bei in gleicher Weise ausgeführten Versuchen waren die periodischen Bewegungen der Blätter bei Impatiens noli tangere am dritten, bei Siegesbekia flexuosa am fünften Tage verschwunden.

An den Blättern der oben genannten Pflanzen kann man mit Sicherheit keine autonomen Bewegungen nachweisen, wo aber solche vorhanden sind, da dauern sie auch bei continuirlicher Beleuchtung fort und verlieren augenscheinlich nicht an Amplitude. Sehr ansehnlich sind die autonomen Bewegungen der Blättchen von Trifolium pratense, wo das Endblatt eine Bewegung von 30 bis 120 Grad im Laufe von $1^1/_2$ bis 4 Stunden ausführen kann. Als eine solche, zuvor am Tageswechsel gehaltene Pflanze, Abends erleuchtet und fernerhin continuirlich am Licht gehalten wurde, war schon am folgenden Abend eine der Tagesperiode entsprechende Schliessungsbewegung nicht mehr zu erkennen, offenbar weil diese durch die autonomen Bewegungen verdeckt wurde, welche mit einer Amplitude bis zu 100 Grad und in einem Rhythmus von ungefähr 2 Stunden vor sich gingen. Diese autonomen Bewegungen dauerten auch unverändert fort, während die Pflanze noch weitere zwei Tage stetig erleuchtet wurde. Autonome Bewegungen von geringer Amplitude und kurzer Dauer kommen dem Hauptblatt von Hedysarum gyrans zu, an dem zuweilen eine Schwingungsweite von nur 8 Grad bei einer Zeitdauer von 10 bis 30 Secunden beobachtet wird. Unterwirft man diese Pflanze, in der eben für Trifolium angegebenen Weise, künstlicher Beleuchtung, so kann man am Abend des folgenden Tages die der Nachwirkung der Tagesperiode entsprechende Senkung noch deutlich erkennen, während dabei die autonomen Bewegungen stetig

fortdauern. Die Unabhängigkeit dieser und der täglichen periodischen Bewegungen springt hier besonders klar in die Augen, ebenso auch wenn unsere Pflanze im Finstern gehalten wird, wo sich ein gleiches Verhalten wie bei continuirlicher Beleuchtung ergibt. Dieses gilt auch für Trifolium pratense, d. h. es ist schon am ersten Tage des Aufenthalts im Dunklen die Tagesperiode, der grossen Amplitude der autonomen Bewegungen halber, nicht mehr zu erkennen.

Die mitgetheilten Versuche zeigen unwiderleglich, dass die täglichen periodischen Bewegungen den Blättern nicht als historisch gegebene Eigenthümlichkeit zukommen, da jene ja bei continuirlicher Beleuchtung allmälig aufhören. Ebenso ist es freilich auch bei Aufenthalt im Finstern, aber aus diesen Versuchen kann unsere Schlussfolgerung nicht gezogen werden, weil die sich allmälig vermindernde Amplitude ebenso gut alleinige Folge der nachlassenden Bewegungsfähigkeit sein könnte, welche ja endlich einem völligen Starrezustand Platz macht. Die am Licht bewegungslos gewordenen Pflanzen sind hingegen für Verdunklung ebenso empfindlich als Pflanzen, welche in gewöhnlicher Weise dem täglichen Beleuchtungswechsel unterworfen waren.

Mit unseren Erfahrungen stimmen die vorhin erwähnten Untersuchungen Bert's überein. Dass dieser Forscher für die Blättchen nur geringe Verminderung der täglichen periodischen Bewegungen fand, dürfte wohl darin begründet sein, dass die Versuchspflanzen gegen Abend (4 bis 6 Nachm.) von directer Sonne beschienen wurden und so jeden Abend eine gewisse paratonische Wirkung eingriff. Ohne diese würde bei Fortsetzung des Experimentes auch die Bewegungsamplitude des primären Blattstieles noch herunter gedrückt, jedoch, der autonomen Bewegungen [1]) halber, nicht ganz aufgehoben sein.

Die Eliminirung der Blättchenbewegungen von Mimosa pudica und Acacia lophantha durch anhaltende Beleuchtung geht auch aus Beobachtungen hervor, welche in Alten in Norwegen (70° n. Br.) angestellt und von Schübler [2]) mitgetheilt wurden. Während die Sonne über dem Horizont stand waren die Blättchen beider Pflanzen plan ausgebreitet und paratonisch empfindlich, die täglichen periodischen Bewegungen kehrten aber mit dem Wiederbeginn der Nächte zurück. Gleichzeitig bei Stamsund in Lofoten (68° 7′ n. Br.) angestellte Beobachtungen ergaben, dass sich die Blättchen von Acacia lophantha in den hellsten

1) Vgl. Millardet, Nouv. réch. sur la périodicité d. l. tension 1869, p. 29. Die Oscillationen dritter Ordnung sind unsere autonomen Bewegungen.

2) Die Pflanzenwelt Norwegens 1873, p. 88.

Nächten nicht, die Blättchen von Mimosa pudica aber immer schlossen. Durch die Angabe, dass die Pflanzen nicht von der Mitternachtsonne beschienen wurden, ist dieses Verhalten vollkommen verständlich, da, wie leicht nachzuweisen, die Blättchen von Mimosa für Helligkeitsschwankungen viel empfindlicher, als die von Acacia lophantha sind und schon durch eine leichtere Lichtentziehung zum Schliessen gebracht werden können, welche an den Blättchen von Acacia nur geringere Bewegung hervorruft.

Nach dem Mitgetheilten kann es keinem Zweifel unterliegen, dass die täglichen Nutations- oder Variationsbewegungen aller Blätter nicht historisch gegeben sind, um so mehr als die Bewegungen der Blätter beider Categorien unter sich der Hauptsache nach vollkommen übereinstimmen. Dieses gilt auch insbesondere für die nutirenden Laubblätter und die Blüthen, und schon deshalb wird man die täglichen periodischen Bewegungen auch dieser als durch den Tageswechsel bedingt ansehen müssen, wenn auch die Elimination der Bewegungen durch continuirliche Beleuchtung nicht ausgeführt wurde. Die Erwägung vorliegender Thatsachen lässt endlich überhaupt keinen Zweifel über den gleichen Ursprung der täglichen Bewegungen von Laubblättern und Blüthen. Es ist natürlich in keiner Weise etwas Widersprechendes darin zu finden, dass gewisse Blüthen, wie die von Crocus und Tulipa, in so hohem Maasse von einem anderen Faktor, von Temperaturschwankungen, influirt werden, dass die Wirkung des Beleuchtungswechsels dadurch verdeckt werden kann.

Die Beeinflussung der täglichen periodischen Bewegungen der Blüthen durch Beleuchtungswechsel ergibt sich daraus, dass De Candolle und Meyen[1]) das Oeffnen und Schliessen verlegen konnten, indem sie Tags verdunkelten und Nachts erleuchteten. Wenn dieses De Candolle in allen Fällen, bei Blüthen, wie ja auch bei Blättern, nicht erreichen konnte, so muss in zu kurzer Dauer des Versuches oder in anderen Verhältnissen die Ursache gesucht werden.

Ein directer Beweis, dass dem täglichen Oeffnen und Schliessen der Blüthen keine historisch gegebene Bewegung zu Grunde liegt, ergibt sich aus dem Verhalten der Blüthen im Dunklen. Hält man eine kräftige Pflanze von Oxalis rosea im Finstern, so führen die schon geöffneten und die sich erst öffnenden Blüthen zunächst noch der Tagesperiode entsprechende Bewegungen aus, welche an den nach 3 bis 4 Tagen erscheinenden Blüthen nicht mehr zu bemerken sind. Diese

1) Siehe meine Physiol. Untersuchungen, p. 208.

öffneten sich so, dass die Blumenblätter ungefähr gerade standen und schlossen sich nach 2 bis 4 Tagen mit dem Verblühen, ohne dass periodische Bewegungen ausgeführt worden waren. Dabei waren diese Blüthen aber paratonisch empfindlich und an Tageslicht gebracht, hatte nach $^3/_4$ Stunden schon eine merkliche Bewegung der Blumenblätter stattgefunden, welche nach 2 Stunden den Saum der Corolle in plan ausgebreitete Stellung gebracht hatte. Analoges Verhalten ist auch an anderen Blüthen zu finden, so an denen von Bellis perennis, welche schon am zweiten, oder wohl gar am ersten Tage ihres Aufenthaltes im Dunklen keine periodischen Bewegungen ausführen. Dass in obigem Falle die periodischen Bewegungen der Blüthen nicht in Folge von eingetretener Dunkelstarre unterblieben, zeigt die sich sofort geltend machende receptive Empfindlichkeit und geht ferner daraus hervor, dass sich die Blüthen im Dunklen, wie Sachs nachwiess, nicht nur vollkommen entfalten, sondern auch gegen paratonische Wirkung von Temperaturschwankungen empfindlich sind, wie es das Verhalten der auf solche energisch reagirenden Crocusblüthen zeigt [1]).

Der Mangel periodischer Bewegungen an den bei Lichtabschluss erzogenen Crocusblüthen ist bezüglich der Erblichkeitsfrage nicht zu sehr zu betonen, da Crocus und andere in so hohem Maasse von Temperaturschwankungen beeinflussten Blüthen, normalerweise Unregelmässigkeiten in ihren täglichen Bewegungen aufzuweisen haben. Andere geeignete Blüthen hingegen, welche sich ohne unmittelbarstes Zuthun der Blätter aus aufgespeicherten Reservestoffen zu entwickeln vermögen, könnten wohl zur Beantwortung der Frage ob erbliche oder nichterbliche periodische Bewegungen vorhanden sind, benutzt werden [2]).

Indem man geeignete Blüthen verdunkelte, während die übrige Pflanze am Licht bliebe, wäre es auch möglich zu entscheiden, ob und in wie weit durch Helligkeitswechsel im Organismus angeregte, mit den periodischen Bewegungen zusammenhängende Vorgänge auf dem Beleuchtungswechsel nicht unterworfene Partien übertragen werden. In dieser Hinsicht können chlorophyllhaltige Blätter nichts aussagen, da die dem Licht entzogenen Partien dunkelstarr werden [3]). Ein früher von mir mit den Blüthen von Bellis perennis [4]) ausgeführter Versuch ist, der unvollkommenen Verdunklung halber, nicht maassgebend.

1) Siehe meine Physiol. Untersuchungen p. 200.

2) Ein mit Tussilago Farfara angestellter Versuch führte zu keinem bestimmten Resultat, indem die Blüthen sich im Dunklen nur unvollkommen entwickelten, während die vergeilten, die Blüthenköpfchen tragende Schäfte zu Grunde gingen.

3) Siehe meine Physiol. Untersuchungen p. 66.

4) L. c., p. 199.

2. Nachwirkung der Receptionsbewegungen und Entstehung der Tagesperiode.

Nach Elimination der täglichen periodischen Bewegungen sind die Blätter, wie schon bemerkt, receptiv empfindlich, jedoch in einem specifisch verschiedenem Maasse. Die Blättchen von Acacia lophantha und Trifolium pratense, sowie das Hauptblatt von Hedysarum gyrans gingen in Folge plötzlicher Verdunklung im Laufe von $^3/_4$ bis 2 Stunden aus der Tagstellung in vollkommene Nachtstellung über. Auch die Blätter von Impatiens noli tangere ergaben bei plötzlicher Lichtentziehung eine, an einem gewöhnlichen Gradbogen abgelesene Senkung der Blattspitze von ungefähr 80 Grad, während die vier beobachteten Blätter von Siegesbekia flexuosa sich nur um 10 bis 30 Grad senkten. In gleicher Weise ist aber auch die Reactionsfähigkeit der am Tageswechsel gehaltenen Blätter specifisch verschieden und wie in diesem Falle die Blätter von Portulaca sativa in Folge von Verdunklung eine nur geringe Variationsbewegung ausführen, würden sie es auch zweifellos thun, nachdem die Tagesperiode durch andauernde Beleuchtung aufgehoben wurde.

Durch Verdunklung in continuirlichem Licht gehaltener und ihrer täglichen periodischen Bewegungen beraubter Blätter, wird nicht nur ein einfacher Hin- und Hergang dieser hervorgerufen, sondern es werden auch noch einige weitere Schwingungen mit abnehmender Amplitude ausgeführt, ehe die Blätter, abgesehen von autonomen Bewegungen, in Ruhe kommen. Sehr deutlich zeigt dieses der auf Taf. I B graphisch dargestellte Versuch mit Acacia lophantha, wobei zu bemerken, dass die beiden Curven nach den Beobachtungen an zwei verschiedenen Blättern derselben Pflanze construirt sind[1]). Nachdem am 10. August 8 Uhr Vormittags verdunkelt und der erste Hin- und Hergang bis 10 resp. 11 Uhr Abends vollendet ist, sind weiterhin noch zwei doppelte Amplituden zu erkennen, von denen die erste zwischen 110 und 130 Grad beträgt[2]); am Abend des 12 August hören dann die Blättchen auf sich merklich zu bewegen. Eine nicht ganz so weitgehende, jedoch deutliche Nachwirkung von einer Doppelamplitude (einem Hin- und Hergang) wurde auch an dem Hauptblatt von Hedysarum gyrans beobachtet, dessen, wenn auch nicht ansehnlichen autonomen Bewegungen, dem weiteren Verfolg der Nachwirkungsbewegungen störend entgegentreten. In weit höherem Maasse ist dieses bei Trifolium pratense

1) Vergl. die Erklärung der Tafeln.

2) Hier ist der Winkel gemeint, welchen die Blättchen miteinander bilden.

der Fall, an dessen Blättchen, der grossen Amplitude der autonomen Bewegungen halber, selbst die Tagesperiode, wie mitgetheilt wurde, schon am ersten Tage nach der Verdunklung verwischt ist. Hingegen konnte an den Blättern von Impatiens noli tangere, ähnlich wie bei Acacia, ein zweimaliger Hin- und Hergang, wenn auch von verhältnissmässig geringerer Amplitude, als Nachwirkungsbewegung paratonischer Verdunklung verfolgt werden.

An Siegesbekia flexuosa dürfte bei der geringen Amplitude des ersten Hin- und Herganges die sichere Feststellung der Nachwirkungsbewegungen nicht ganz leicht sein, es konnte aber auf einen solchen Nachweis verzichtet werden, da nicht nur die Analogie, sondern auch die Entstehung der Tagesperiode, die Nachwirkungsbewegungen für diese, wie für andere Pflanzen gebieterisch fordert. Wenn in continuirlichem Lichte bewegungslos gewordene Blätter dem Tageswechsel entsprechenden Erleuchtungsverhältnissen ausgesetzt werden, so steigert sich von Tag zu Tag die Amplitude der Bewegungen bis diese auf dem höchsten, von dem Blatte erreichbaren Maasse angekommen sind. Diese Accumulation findet durch Zusammengreifen von Nachwirkung und neuer paratonischer Wirkung, und nur hierdurch ihre Erklärung. Weiter ergeben sich aber auch für die Blätter von Siegesbekia, und überhaupt alle untersuchten Blattorgane, Nachwirkungsbewegungen der täglichen periodischen Bewegungen, wenn die Pflanzen in constanter Finsterniss gehalten werden, woraus, unter Beachtung dass die Tagesperiode ausschliesslich durch paratonische Wirkungen hervorgerufen ist, mit logischer Strenge folgt, dass auch eine durch einmalige Verdunklung hervorgerufene Receptionsbewegung Nachwirkungen im Gefolge hat.

Die Entstehung der grossen Amplitude der täglichen periodischen Bewegungen durch Accumulation zeigt in sehr eclatanter Weise ein mit Siegesbekia flexuosa durchgeführter Versuch. Die benutzte Pflanze war ungefähr 70 Millim. hoch und besass zwei Blattpaare, von denen das obere sich erst jüngst entfaltet und seine periodischen Tagesbewegungen begonnen hatte. Die Amplitude dieser betrug bei Beginn des Versuches für das jüngere Blattpaar ungefähr 70 Grad, für das ältere Blattpaar bis zu 100 Grad [1]). Zunächst wurden die täglichen periodischen Bewegungen durch eine fünftägige Beleuchtung eliminirt, dann wurde in den folgenden Tagen jedesmal von 8 Uhr Vorm. bis 4 Uhr Nachm. vollkommen verdunkelt und von hierab bis 8 Uhr Vorm. erleuchtet,

1) Hier, wie in allen folgenden Fällen ist die Bewegung der Blattspitze an einem gewöhnlichen Gradbogen abgelesen und sollen die angegebenen Werthe nur ein zur Vergleichung unter sich geeignetes Maass sein.

und zwar bis 6 Uhr Vorm. mit künstlichem, weiterhin bis 8 Uhr mit diffusem Tageslicht.

10/6. 1874. Diese erste Verdunklung um 8 Uhr Vorm. ruft Senkung von 10 bis 30 Grad hervor, die bis Mittags 12 Uhr so ziemlich rückgängig gemacht sind. Die Erhellung um 4 Uhr Nachm. bewirkt nur ganz unbedeutende Hebung der Blätter.

11/6. Die Senkung in Folge der Verdunklung beträgt 15—45 Grad. Maximum der Senkung zwischen 9 und 10 Uhr, sonst wie am 10/6.

12/6. Die Senkung durch Verdunklung beträgt 25 bis 65 Grad.

13/6. Die Blätter senken sich durch Verdunklung um 40 bis 80 Grad.

14/6. Die Senkung nach Verdunklung beträgt 70 bis 100 Grad. Die jüngeren Blätter hatten sich bis 100 Grad, die älteren bis 90 Grad gesenkt, was mit deren fortgeschrittenen Entwicklung zusammenhängt.

Vom Morgen des 15. Juni ab wird die Pflanze nicht mehr verdunkelt, sondern weiterhin dem Einfluss des täglichen Beleuchtungswechsels überlassen.

15/6. Die Blätter, obgleich an diffusem Licht gehalten, senken sich zwischen 8 und 12 Uhr Vorm. um 50 bis 80 Grad, gehen dann bis 3 Uhr Nachm. auf Tagstellung zurück und senken sich Abends wieder um 20 bis 30 Grad.

16/6. Um 5 Uhr Morgens sind die Blätter in Tagstellung, bis 11 Uhr Morgens senken sie sich 15 bis 30 Grad, erheben sich dann bis zum Nachmittag nicht ganz auf die um 5 Uhr Morgens innegehabte Stellung und senken sich zwischen 6 und 10 Uhr Abends um 40 bis 60 Grad.

17/6. Zwischen 8 und 11 Uhr Vorm. beträgt die Senkung unter 15 Grad. Von 12 Uhr Vorm. ab senken sich die Blätter allmälig etwas und zwischen 6 und 10 Uhr Abends ist die Senkung 60 bis 80 Grad.

18/6. und 19/6. Eine Senkung am Morgen findet nicht mehr statt. Die Blätter führen in normaler Weise tägliche periodische Bewegungen mit einer Amplitude von 60 bis 100 Grad aus.

Die allmälige Vergrösserung der Bewegungsamplitude durch in gleichem Rhythmus wiederholten Beleuchtungswechsel, wird durch die von 10. bis 14. Juni erhaltenen Resultate in der schlagendsten Weise gezeigt. Nachdem die Bewegungsamplitude der Blätter am 14. Juni wieder die ursprüngliche Grösse erreicht hat und nun die Pflanze dem Wechsel der Tagesbeleuchtung exponirt wird, macht sich die Nach-

wirkung der inducirten Tagesperiode am 15. und 16. Juni durch eine Senkung der Blätter in den Morgenstunden bemerklich. Das verhältnissmässig schnelle Verschwinden dieser Nachwirkung findet seine Erklärung darin, dass an jedem Morgen die durch Erhellung hervorgerufene und die durch Nachwirkung angestrebte Bewegung im entgegengesetzten Sinne thätig sind. Gleichzeitig wird durch die abendliche Verdunklung vom 15. bis 19. Juni die volle Amplitude der täglichen periodischen Bewegung hergestellt. Am Schluss des Versuches wurden die weitestgehenden Bewegungen nicht mehr, wie zu Anfang, von den älteren, sondern von den jüngeren Blättern ausgeführt, eine Folge der mit dem Alter nachlassenden Bewegungsfähigkeit der nutirenden Blattorgane. Gleichzeitig ändert sich mit der Entwicklung des Blattes die Stellung dieses und die Lage der Bewegungszone, weshalb die Ablesungen zu Anfang und zu Ende der Versuchsreihe eine ganz genaue Vergleichung unter sich nicht gestatten, wodurch indess, wie leicht einzusehen, die Beweiskraft unseres Experimentes in keiner Weise beeinträchtigt wird.

Die Accumulation in Folge von gleichsinnigen, in gewissen Intervallen sich wiederholenden paratonischen Wirkungen, wird nur dann schlagend hervortreten, wenn die Amplitude der einzelnen Receptionsbewegungen verhältnissmässig gering ist. Denn wenn diese gegenüber der Tagesperiode zu gross, so ist einmal die weitere Zunahme überhaupt mässig und eventuell, wenn faktisch angestrebt, doch nicht ohne weiteres wahrzunehmen, weil die Bewegung der Blätter durch Anpressung gegeneinander oder gegen den Stengel eine Grenze findet. So ist es z. B. bei den Blättchen von Acacia lophantha, welche aber auf Accumulation daraus schliessen lassen, dass im Dunklen die Nachwirkung der Tagesperiode länger, als die einer einfachen Receptionsbewegung dauert. Die Wahl geeigneter Objekte, wie z. B. der Blätter von Portulaca sativa, würde den Nachweis der Accumulation durch paratonische Lichtwirkung für Variationsbewegungen ebenso schlagend führen lassen, wie es für Nutationsbewegungen geschah. Uebrigens werden wir für den primären Blattstiel von Mimosa pudica, resp. für dessen Gelenk, die allmälige Vermehrung der Bewegungsamplitude in Folge gleichsinnig wiederholter Wirkung, nämlich Vermehrung des Druckes, fernerhin kennen lernen [1]).

1) Es ist bemerkenswerth, dass die täglichen periodischen Bewegungen, obgleich sie in jeder Generation fortgesetzt wurden, nicht erblich wurden. Eine durch äussere Verhältnisse bedingte und durch Accumulation zu Stande gebrachte Erscheinung dürfte es wohl auch sein, dass z. B. Zwiebeln und Baumknospen ent-

Zur weiteren Klarlegung des Zusammengreifens von Nachwirkung und sich wiederholender paratonischer Wirkung müssen wir zunächst einen Blick auf die Zeitdauer der einfachen Receptionsbewegungen und deren Nachwirkungen werfen. Für jene ergibt sich, dass die hin- und hergehenden Bewegungen keineswegs isochron sind, vielmehr die Schwingungszeit mit der Amplitude zunimmt, die selbst wieder von der Grösse des Helligkeitswechsels abhängig ist. So näherten sich Blättchen von Acacia lophantha, welche des Morgens an stark diffusem Licht gehalten und dann um 10 Uhr Vorm. verdunkelt wurden, bis auf 90 Grad und vollführten in 3 Stunden einen Hin- und Hergang, während ein solcher 7 Stunden bei gleichartigen Blättchen einer anderen Pflanze in Anspruch nahm, welche sich in Folge der Uebertragung aus sehr hellem Tageslicht in Dunkelheit vollkommen schlossen. Da die am folgenden Tage nach Umtauschung der Pflanzen vorgenommene Wiederholung des Versuches zu gleichem Resultate führte, so können individuelle Eigenthümlichkeiten diesen Erfolg nicht veranlasst haben. Noch grösser wurde die Zeitdauer eines Hin- und Herganges der Blättchen bei Verdunklung der Pflanzen von Acacia lophantha gefunden, welche in continuirlichem Licht ihre periodischen Bewegungen eingebüsst hatten. In dem auf Tafel I B dargestellten Falle war die Schwingungszeit einer einfachen Receptionsbewegung $14^1/_2$ und 15 Stunden, in einem anderen Falle wurde sie zu 13 und 18 Stunden gefunden. Wenn nun hier, wie auch in dem oben mitgetheilten Falle mit siebenstündiger Schwingungszeit, die Blättchen vollkommen aneinanderlagen, so widerspricht dieses noch nicht dem Satze, dass die Zeitdauer der Receptionsbewegungen von der Grösse der Amplitude abhängig ist, denn thatsächlich würden die Blättchen, wenn sie nicht an ihrer Bewegung gehindert worden wären, in dem zuletzt beschriebenen Versuche, wie schon die längere Aneinanderpressung zeigt, sich weiter als bei siebenstündiger Zeitdauer eines Hin- und Herganges bewegt haben. In gleicher Weise zeigten auch Experimente mit Phaseolus vulgaris und Impatiens noli tangere, dass die Zeitdauer einer Receptionsbewegung mit der Grösse der Amplitude wächst.

Bei langsamer Helligkeitsabnahme, wie sie Abends zu Stande

---

weder überhaupt nur in bestimmter Jahreszeit oder in dieser wenigstens ungleich schneller zum Austreiben zu bringen sind, da sich ja solches Verhalten auch bei unseren Antipoden nach der Jahreszeit richtet. Hier scheint die Nachwirkung auf längere Zeit ausgedehnt zu werden, da die Blüthezeit importirter Pflanzen sich noch einige Jahre fortgesetzt und erst allmälig der neuen Heimath angepasst haben soll (Vergl. De Çandolle, Mém. présent. etc. 1806, p. 349).

kommt, wird voraussichtlich, gegenüber plötzlicher Verdunklung, die Grösse der Amplitude für gleiche Helligkeitsdifferenzen sich vermindern, ob aber gleichzeitig die Zeitdauer der Bewegung zunimmt oder abnimmt, das wird von besonderen Verhältnissen abhängen, welche ich hier nicht erörtern will, da ich ohnehin über die oben aufgeworfene Frage keine speciellen Untersuchungen angestellt habe. In jedem Falle zeigen aber die oben mitgetheilten Versuche, dass sich die Schwingungszeiten der Receptionsbewegungen mit den Helligkeitsdifferenzen ändern, die Bewegungsorgane also nicht die besondere Fähigkeit besitzen auf jeden paratonischen Anstoss mit Bewegungen eines stets gleichen Zeitmaasses zu antworten.

Zwischen der Zeitdauer der einfachen Receptionsbewegung und der von dieser abhängigen Nachwirkungen besteht nach meinen Versuchen keine vollständige Uebereinstimmung. So ergibt der auf Taf. I B verzeichnete Versuch mit Acacia lophantha für die Schwingungszeit der einfachen Receptionsbewegung $14^1/_2$ resp. 15 Stunden, während für die nun folgende Nachwirkungsbewegung die Culminationspunkte der beiden Curven 23 Stunden auseinanderliegen und die beiden letzten Maxima der unteren Curve durch eine Zeit von 16 Stunden getrennt sind. Zwischen den Minima der Nachwirkungsbewegung, welche der Schliessung der Blättchen entsprechen, sind 18 Stunden verstrichen. Zu einem ähnlichen Resultat führte ein anderer Versuch mit Acacia lophantha und ein Experiment mit Impatiens noli tangere. In diesen beiden Fällen wurde für die Nachwirkungsbewegungen desselben Blattes zwar auch keine völlige, aber doch eine etwas grössere Uebereinstimmung der Schwingungszeiten unter sich gefunden, als in dem zuerst behandelten Versuche. Welche Ursachen den Gang der Nachwirkungsbewegungen im Dunklen gehaltener Pflanzen beeinflussen, kann ich dahingestellt lassen.

Für die Entstehung der täglichen periodischen Bewegungen ist zu beachten, dass nicht nur jeden Abend, sondern auch jeden Morgen durch die paratonische Wirkung des Lichtes Receptionsbewegungen hervorgerufen werden, von denen eine jede Nachwirkung im Gefolge hat, weil diese, wie noch gezeigt werden soll, nicht durch eine specifische Wirkung der Verdunklung, sondern durch die bei der Bewegung thatsächlich zu Stande gekommenen Krümmungen in den Bewegungsorganen bedingt ist. Wird nun eine in constanter Beleuchtung gehaltene und in Folge dessen keine täglichen periodischen Bewegungen ausführende Pflanze dem Tageswechsel ausgesetzt, so würde z. B. bei Acacia lophantha die durch Erhellung am anderen Morgen bedingte paratoni-

sche Wirkung eintreffen, ehe der Rückgang der ersten Receptionsbewegung vollendet ist, deren Schwingungszeit wir experimentell zwischen 13 bis 18 Stunden fanden. In diesem Falle würden Nachwirkung und die paratonisch hervorgerufene Bewegung in gleichem Sinne thätig sein, wenn dem aber nicht so wäre, die beiden angestrebten Bewegungen vielmehr entgegengesetzt ausfielen, so würde die Resultirende beider bestimmend sein und die Blattbewegung jedenfalls zunächst der paratonischen Wirkung entsprechen, da diese nachweislich die Nachwirkungsbewegungen aufzuheben vermag. Von dem thatsächlich zu Stande kommenden Gang des Blattes wird es abhängen, ob die rückgängige Bewegung mit der am Abend dieses Tages paratonisch hervorgerufenen Bewegung zusammentrifft oder früher vollendet ist. Im ersten Falle würden für sich betrachtet, am Abend die rückgängige Bewegung der am Morgen zu Stande gekommenen paratonischen Wirkung, die Nachwirkung der Abends zuvor hervorgerufenen Receptionsbewegung und die neue paratonische Wirkung der Verdunklung gleichsinnig zusammengreifen können.

Der genaue Verfolg der einzelnen Componenten würde in jedem Falle sehr mühsam, ja theilweise unmöglich sein und hat zudem hinsichtlich der Entstehung der Tagesperiode ein nur untergeordnetes Interesse. In jedem Falle wird durch die Resultirende der Componenten die thatsächlich ausgeführte Bewegung bestimmt, und allein diese ist jedesmal wieder maassgebend für die Nachwirkungsbewegungen. Da nun, wie demnächst gezeigt werden wird, die täglichen periodischen Bewegungen in ungefähr gleichem Rhythmus fortdauern, wenn die Pflanze dunkel gehalten wird, so ist klar, dass durch den fortgesetzten Tageswechsel die Bewegungen so regulirt werden, dass Nachwirkung und paratonische Lichtwirkung Morgens und Abends in gleichem Sinne thätig sind. Die täglichen periodischen Bewegungen und die Nachwirkungsbewegungen zeigen also unter sich nicht in dem Maasse ungleiche Dauer der Schwingungszeit, wie es für die Receptionsbewegungen ein Versuch mit Acacia lophantha (Taf. I B) ergab. Doch ist zu bemerken, dass in anderen Experimenten die Differenz für die Dauer einer Amplitude der Receptionsbewegung und ihrer Nachwirkungsbewegungen geringer ausfiel und aus verschiedenen Gründen scheint es auch begreiflich, weshalb die durch plötzliche Verdunklung einer zuvor bewegungslosen Pflanze hervorgerufenen Bewegungen eine grössere Unregelmässigkeit zeigen.

Die täglichen periodischen Bewegungen sind in jedem Falle Resultirende aus Nachwirkung und paratonischer Wirkung und da diese

variabel ist, so können auch die Wendepunkte der täglichen periodischen Bewegung verfrüht oder verspätet werden. An heiteren Tagen wird im Allgemeinen die Tagstellung früher und die Nachtstellung später erreicht werden, als an trüben Tagen, ebenso wird auch durch Aenderung der Dauer von Tag und Nacht der Gang der periodischen Bewegungen beeinflusst werden, wobei zu beachten, dass bei einer Verschiebung der Tagesperiode auch die Nachwirkung eine entsprechende Regulirung erfährt. Ohne specielle Beobachtungen ist doch leicht zu sehen und auch längst bekannt, dass Blätter und Blüthen derselben Pflanze sich im Herbst früher als im Sommer schliessen, auch wenn in den Temperaturverhältnissen keine Ursache hierfür gegeben ist. Aus dem Gesagten geht schon hervor, dass die Wendepunkte der täglichen periodischen Bewegungen keineswegs 12 Stunden auseinander liegen müssen. So wurde z. B. Ende August für die Endblätter von Hedysarum gyrans die grösste Senkung zwischen 11 und 1 Uhr Nachts, die maximale Erhebung zwischen 7 und 9 Uhr Morgens gefunden.

Auf den Gang der Tagesperiode influirt natürlich auch die specifische Empfindlichkeit der Blattorgane verschiedener Pflanzen und es ist zu erwarten, dass, wenn die Receptionsbewegung schneller ausgeführt wird, auch maximale Tag- und Nachtstellung früher erreicht werden. Freilich kann sich hiermit die Schwingungszeit der Nachwirkungsbewegungen ändern und hierdurch die Tagesperiode etwas beeinflusst werden, welche ja überhaupt die Resultirende zahlreicher Componenten ist, die aber sämmtlich in solcher Beziehung zu den paratonischen Wirkungen stehen, dass die Zeitpunkte wo diese eintreffen in erster Linie bestimmend für die täglichen periodischen Bewegungen sind. Es lag durchaus nicht in meiner Absicht für verschiedene Pflanzen den specifischen Gang der täglichen periodischen Bewegungen festzustellen, sowie dessen Abhängigkeit von bestimmten Umständen zu ermitteln und selbst die beiläufig gewonnenen Beobachtungen, oder die auf solche sich stützenden Vermuthungen will ich hier nicht anführen. Aufmerksam will ich nur noch darauf machen, dass bei langsamerer paratonischer Reactionsfähigkeit die graphische Darstellung der täglichen periodischen Bewegungen eine mehr gleichmässig steigende und fallende Curve geben muss, als im entgegengesetzten Falle, wo eben durch paratonische Wirkung zunächst grössere Steilheit der Curve hervorgerufen wird. Die Blättchen von Acacia lophantha öffnen sich z. B. Morgens so weit, dass sie einen Winkel von 200 Grad und wohl noch mehr untereinander bilden, gehen dann langsam auf 180 Grad zurück und verharren längere Zeit beinahe bewegungslos in ausgebreiteter Stellung,

um sich gegen Abend zuerst langsam, dann schneller zu schliessen. Dass bei Aufenthalt im Dunklen Steigen und Fallen dieser Blättchen gleichmässiger vor sich geht, dürfte in letzter Instanz seine Begründung darin finden, dass den Nachwirkungsbewegungen keine paratonischen Wirkungen entgegen treten.

3. Nachwirkungsbewegungen der Tagesperiode.

Gestützt auf die von De Candolle bei continuirlicher Beleuchtung mit Mimosa pudica erhaltenen Resultate und auf eigene, im Dunklen angestellte Versuche, glaubte Sachs [1]) eine Verkürzung der Zeitdauer der täglichen periodischen Bewegungen annehmen zu können. Wenn nun auch thatsächlich die Wendepunkte der Nachwirkungsbewegungen nicht vollkommen unter sich und mit den täglichen periodischen Bewegungen übereinstimmen, so kommt doch sowohl Verspätung als Verfrühung, und hiermit Verlängerung und Verkürzung der Schwingungszeit vor, im Grossen und Ganzen aber wird das Tempo der Tagesperiode auch ohne den Einfluss des täglichen Beleuchtungswechsels fortgesetzt. Dem widersprechen auch die meisten mitgetheilten Versuche anderer Forscher nicht, sofern man gewissen mechanischen Verhältnissen Rechnung trägt und weiter beachtet, dass, wo autonome Bewegungen vorhanden sind, diese die täglichen periodischen Nachwirkungsbewegungen verdecken können.

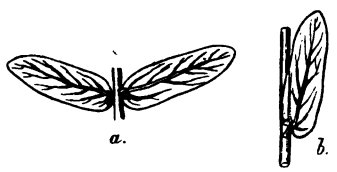
Bei vielen Blattorganen ist der des Abends vor sich gehenden Bewegung eine Grenze dadurch gesteckt, dass eine Anpressung gegeneinander oder gegen Stengeltheile stattfindet. Die Blätter verharren dann längere oder kürzere Zeit in gezwungener Ruhelage, obgleich sie weitergehende Bewegung anstreben und diese auch ausführen, sobald das mechanische Hinderniss beseitigt ist. In diesem Falle tritt hier gleiches Verhalten ein, wie an anderen sich immer frei bewegenden Blattorganen, sehr bald oder sogleich nach Erreichung des Wendepunktes der Amplitude beginnt zunächst langsam die rückgängige Bewegung. Trotz der gezwungenen Ruhe wickeln sich doch die die Bewegung verursachenden inneren Vorgänge in ähnlicher Weise ab, wie bei freier Schwingung des Blattes, was daraus hervorgeht, dass ein in der Tagstellung festgehaltenes Blatt, wenn es spät Abends frei gemacht wird, mit grosser Schnelligkeit die nächtliche Bewegung ausführt und umgekehrt schnell in die Tagstellung übergeht, wenn es Nachts fixirt

1) Flora 1863, p. 469. — Experimentalphysiologie 1865, p. 44.

und Morgens in Freiheit gesetzt wird. In beiden Fällen bewegten sich Endblättchen von Trifolium pratense innerhalb 1 bis 2 Minuten 180 Grad im Sinne der Nacht- resp. Tagstellung, wobei zu bemerken, dass der Bewegung, in Folge der Entfernung der Seitenblättchen, ein durch Anpressung verursachtes Hinderniss nicht entgegenstand. Dieser auffallende Erfolg ist begreiflicherweise bei nutirenden Blattorganen nicht zu erwarten, da nach Hinderung der Senkung oder Hebung das Wachsthum der bei der angestrebten Bewegung concav werdenden Seite der Bewegungszone, in Folge der passiven Dehnung, gefördert wird.

Die Blättchen von Acacia lophantha und Mimosa pudica sind bekanntlich Tags horizontal ausgebreitet, in der Nachtstellung aber mit ihrer Oberseite aneinander gepresst und so gestellt, dass sie mit der Blattspindel einen nach vorn geöffneten spitzen Winkel bilden (Fig. 4 *a* und *b*). Da die Anpressung des Gelenkes und des Vorderrandes der Lamina gegen den Blattstiel der freien Fortbewegung des Blattes, auch nach Entfernung des opponirten Blättchens, noch hinderlich im Wege steht, so muss, um freies Spiel für ein Blättchen zu gewinnen, der Blattstiel dicht vor dem Gelenke weggeschnitten werden. Dieses ausgeführt bewegen sich des Abends die Blättchen so weit über die verticale Längsebene des sekundären Blattstieles hinaus, dass sie mit jener im günstigen Falle einen nach vorn geöffneten Winkel von 70 Grad bilden [1]). Dieser Winkel verringert sich mit nachlassender Amplitude und zwar um so mehr, wenn der andere Wendepunkt der Bewegung dauernd in der horizontalen Ausbreitung der Blättchen am Tage gegeben ist. Damit ändert sich aber auch die Dauer der Aneinanderpressung der Blättchen, welche ja der Zeitdauer des Hin- und Herganges über die verticale Längsebene des Blattstieles hinaus entspricht und so wird der Zeitpunkt der Aneinanderpressung der Blättchen verspätet, der der beginnenden Oeffnung verfrüht, wenn auch die Schwingungszeit durchaus dieselbe bleibt. Wenn, wie es im Dunklen und bei continuirlicher Beleuchtung der Fall ist, eine Verringerung der Amplitude herbeigeführt wird, kann in jedem Falle nur der Wendepunkt der Bewegung, nicht die Zeit des Schliessens und Oeffnens der Blättchen beim Vergleich der an verschiedenen Tagen angestellten Beobachtungen benutzt werden. Dieser Wendepunkt wird

Fig. 4.



Blättchen von Mimosa pudica in Tagstellung (*a*) und Nachtstellung (*b*).

1) Aehnliches Verhalten ergibt sich bei den Reizbewegungen der Blättchen von Mimosa pudica.

annähernd in der Mitte zwischen der Zeit der eben vollendeten Schliessung und dem Wiederbeginn der Oeffnung liegen, da, wie auch eine Beobachtung an Chenopodium album ergab, ein Blatt zu der von einem bestimmten Punkt ab gerechneten Schliessungsbewegung ungefähr ebensoviel Zeit, als zu der gleich grossen rückgängigen Bewegung gebraucht.

Für die Blättchen von Acacia und Mimosa ist weiter noch zu beachten, dass die Gleichgewichtslage, um welche die Schwingungen der Blättchen vor sich gehen, sich mit dem Alter dieser ändert, so zwar, dass sich die Ruhelage mit dem Alter der horizontalen Ausbreitung der Blättchen nähert, während dieselbe an jungen Blättchen vielleicht selbst der Nachtstellung gleichkommt, wenigstens habe ich junge dunkelstarr gewordene Blättchen zuweilen in dieser Lage gefunden. Hierbei ist freilich zu beachten, dass die Gleichgewichtslage der Blättchen im Finstern wohl bestimmt eine etwas andere, als in continuirlichem Lichte ist. Der Einfluss, welchen die variable Gleichgewichtslage auf die Zeit des Oeffnens und Schliessens der Blättchen haben kann, ist so leicht zu durchschauen, dass ich nicht weiter darauf hinzuweisen brauche.

Nach den vorausgegangenen Erörterungen wenden wir uns zunächst den von mir angestellten Beobachtungen zu. Auf Taf. II ist ein Versuch mit Acacia lophantha dargestellt und zwar gilt die untere Curve einem jüngeren, die obere einem älteren Blatt derselben Pflanze. Am 7. Juni 1874 wurde die Pflanze Abends 9 Uhr in den Verdunklungsapparat gebracht, so dass also nur der stärker ausgezogene Theil der beiden Curven Beobachtungen entspricht, welche an der unter dem Einfluss des täglichen Beleuchtungswechsels stehenden Pflanze gewonnen wurden, der ganze übrige Theil der Curven aber den Fortgang der Bewegungen bei völligem Lichtabschluss darstellt. Die Beobachtung geschah an je 3 bestimmten Blattpaaren desselben Fiederstrahles, indem die Neigung der Blättchen gegeneinander in der Weise bestimmt wurde, dass zwischen sie Dreiecke von bekannter Winkelgrösse gehalten und wenn die drei Blattpaare ungleich geöffnet waren, das Mittel aus den Ablesungen genommen wurde. In der Reihe der hierzu benutzten, aus steifem Papier verfertigten Dreiecke differirte jedes folgende um 10 Grad von dem vorhergehenden. Die Ablesungsfehler werden 5 Grad kaum überschritten haben, was für unsere Zwecke nicht ins Gewicht fällt und auch in der graphischen Darstellung sich nicht auffallend geltend machen kann, da die Seite eines Quadrates einer Annäherung der Blättchen um 4 Grad entspricht.

Unter Berücksichtigung der obigen Auseinandersetzung bezüglich

der Lage der Wendepunkte der Bewegung, ergibt die obere Curve für die im Finstern vor sich gegangenen Bewegungen (8. bis 11. Juni Maxima um $9^1/_2$, 9, $11^1/_2$ und 6 Uhr Morgens, Minima um 9, $11^1/_2$ und $7^1/_2$ Uhr Abends; für die untere Curve fallen die Maxima auf 8,9 und $8^1/_2$ Uhr Morgens und die Minima auf $11^1/_2$, $9^1/_2$ und $7^1/_2$ Uhr Abends. Mit Rücksicht auf die Maxima entspricht die erste im Dunklen ausgeführte Doppelamplitude der durch die obere Curve repräsentirten Blättchen einer Zeitdauer von 24 Stunden, während der zweite Hin- und Hergang etwas mehr, der letzte Hin- und Hergang aber weniger Zeit ($18^1/_2$ Stunde) in Anspruch nimmt. Die Maxima der unteren Curve liegen ziemlich genau 24 Stunden auseinander. Hinsichtlich der Minima ergibt die obere Curve eine erste Doppelamplitude von etwas mehr und eine zweite von weniger als 24 Stunden, während ein jeder Hin- und Hergang des jüngeren Blattes (untere Curve) keinen vollen Tag beträgt. Diese Versuche zeigen uns, dass sowohl Verlängerung als Verkürzung der Schwingungszeit vorkommt, doch möchte ich aus denselben nicht den Schluss gezogen wissen, dass bei verlängerter Verdunklung die Zeitdauer der Nachwirkungsbewegungen abgekürzt wird, da ein anderer Versuch mit Acacia lophantha eher auf das Gegentheil hinwies. Die im Finstern vor sich gehenden Bewegungen werden durch die Nachwirkungsbewegungen, die sich allmälig vermindernde Bewegungsfähigkeit und wohl noch andere Faktoren bestimmt und können demgemäss wohl auch mit Variation der Componenten, selbst für Blätter derselben Pflanze, verschieden sein, wie es ja der auf Taf. II verzeichnete Versuch faktisch zeigt. Als Componente spielt möglicherweise auch das Alter der Blätter eine Rolle, jedenfalls aber fällt auf die hiermit zusammenhängende, der Nachtstellung genäherte Gleichgewichtslage, die längere Schliessungsdauer der jüngeren Blättchen (Curve 2). Bei den Versuchen in continuirlicher Beleuchtung hatte ich nicht die Absicht die Schwingungszeit der Nachwirkungsbewegungen genau festzustellen, doch kann ich mit Bestimmtheit aus meinen Notizen entnehmen, dass die Blätter von Acacia lophantha und Impatiens noli tangere, während ihre Amplitude abnimmt, eine merkliche Beschleunigung der täglichen Bewegungen nicht erfahren (Siehe p. 34).

Wir haben soeben die Nachwirkungsbewegungen nur unter sich, nicht aber diese mit dem unter Einfluss des täglichen Beleuchtungswechsels vor sich gehenden Bewegungen verglichen. Stellt man beide gegenüber, so darf nicht vergessen werden, dass in dem einen Falle Morgens und Abends eine durch Helligkeitswechsel hervorgerufene paratonische Wirkung die angestrebten Bewegungen beschleunigt.

Deshalb lässt sich aber noch nicht mit Sicherheit behaupten, dass die unter dem Einfluss des täglichen Beleuchtungswechsels ausgeführten periodischen Bewegungen, gegenüber den Nachwirkungsbewegungen des folgenden Tages, verfrühte Wendepunkte zeigen müssen, da hier verwickeltere Verhältnisse im Spiel sein können. Eine derartige Verfrühung zeigt Acacia lophantha in dem auf Taf. II dargestellten Versuche bezüglich der Schliessung nicht und auch bei den Blättern von Nicotiana rustica, Chenopodium album und Impatiens noli tangere fielen die Wendepunkte der am Tageswechsel vollzogenen Amplitude und der Nachwirkungsbewegung des folgenden Tages auf ungefähr dieselben Stunden, sowohl am Morgen, als auch am Abend. Dagegen ergab ein Endblatt von Hedysarum gyrans eine Verspätung der Nachwirkungsbewegungen; am Tageswechsel gehalten war das Blatt von $7^1/_2$ bis 10 Uhr Abends, im Dunklen am folgenden Tage von $11^1/_2$ bis $12^1/_2$ Abends dem Stengel angepresst und ähnlich war auch die maximale Hebung am folgenden Tage verspätet.

Die Tageperiode nutirender Laubblätter wird, wie schon oben bemerkt, im Dunklen gleichfalls in ungefähr demselben Tempo wie unter dem Einfluss des täglichen Beleuchtungswechsels fortgesetzt. So vollkommen wie in dem auf Taf. I A dargestellten Versuche mit Nicotiana rustica ist allerdings auch hier die Uebereinstimmung nicht immer, vielmehr weisen Beobachtungen an Chenopodium album und Impatiens noli tangere auf ähnliche Unregelmässigkeiten hin, wie sie vorhin für Acacia lophantha verzeichnet wurden. Auch die Blüthen setzen ihre täglichen periodischen Bewegungen im Dunklen in gleicher Weise wie die Laubblätter fort und ergaben wie diese specifische Verschiedenheiten bezüglich der Nachwirkungsamplitude. Ansehnlich ist diese an den Blüthen von Oxalis rosea und Tolpis barbata, minder ausgiebig bei Leontodon hastilis und Calendula officinalis und auf ein sehr geringes Maass reducirt an den Strahlenblüthen von Bellis perennis. Gestützt auf die Blüthen dieser Pflanze hielt ich früher eine im Dunklen fortdauernde Bewegung für unwahrscheinlich und glaubte die thatsächlich beobachteten Bewegungen auf unvollkommenen Lichtabschluss schieben zu können [1]), ein Irrthum, welchen Versuche bei möglichst vollkommener Verdunklung sofort ergaben.

Für meine Zwecke reichte es vollkommen aus festzustellen, dass die täglichen periodischen Bewegungen und ihre Nachwirkungsbewegungen in wesentlich demselben Tempo vor sich gehen, ein genauer

1) Siehe meine Physiol. Untersuchungen p. 204.

Verfolg des Ganges beider lag ganz ausser meiner Absicht. Deshalb konnte ich aber auch auf eine sehr genaue Feststellung der Wendepunkte der Bewegungen verzichten und Beobachtungen in zwei- oder dreistündigen, ja eventuell vierstündigen Intervallen waren in den meisten Fällen ausreichend [1]). Die unnütze Vermehrung nächtlicher Beobachtungen hatte ich um so mehr Grund zu vermeiden, als ich ohnehin schon durch die dieser Arbeit zu Grunde liegenden Untersuchungen gezwungen war, wochenlang auf ungestörte Nachtruhe zu verzichten.

Die bisher behandelten Blattorgane haben, wenn überhaupt, so geringe autonome Bewegungen, dass deren sichere Erkennung nicht gelingt, mit Ausnahme des Endblattes von Hedysarum gyrans. An diesem ist die Amplitude der spontanen Bewegungen in allen Fällen ziemlich mässig, ja an manchen Blättern beträgt sie nur 6 bis 8 Grad bei einer Schwingungszeit von 10 bis 30 Secunden (Temperatur 22 bis 25 C.). Besonders in diesem Falle ist die Fortdauer der Tagesperiode im Dunklen ebenso gut, als bei Acacia zu erkennen und sehr schlagend tritt uns hierbei die Unabhängigkeit der täglichen periodischen und der neben diesen fortdauernden spontanen Bewegungen entgegen. Wo aber die Amplitude dieser sehr ansehnlich ist, wie bei Trifolium pratense und Oxalis Acetosella, da vermögen die autonomen Bewegungen die Nachwirkungsbewegungen vollkommen zu verdecken. So wurde für Endblättchen von Trifolium pratense in verschiedenen Versuchen die Amplitude der autonomen Bewegungen bei einer Zeitdauer von $1^1/_2$ bis 4 Stunden zwischen 40 und 150 Grad gefunden, ist also im günstigen Falle wohl ebenso gross als die Nachwirkungsbewegung am ersten Tage der Verdunklung, indem die tägliche Periode etwa 200 Grad beträgt. So wie eine geringere paratonische Wirkung die mit gewisser Kraft angestrebten spontanen Bewegungen nicht aufzuhalten, wenn auch in geringerem oder höherem Maasse zu modificiren vermag, so werden auch die Nachwirkungsbewegungen auf die autonomen Bewegungen bis zu einem gewissen Grade influiren und deshalb würde man bei sehr sorgfältigen Beobachtungen doch wohl im Stande sein, die

1) Um den Gang dieser Bewegungen genau festzustellen würde man jedenfalls wohl thun zu selbstregistrirenden Apparaten zu greifen. Diese könnten nach dem Princip des von Savart und Duhamel angewandten Phonautographen aus einem durch Uhrwerk in Bewegung gesetzten und durch Schraube sich fortbewegenden Cylinder bestehen (Vergl. Wüllner, Physik II. Aufl., Bd. I, p. 518) oder man könnte einen, etwa durch Aufwickeln auf einen Cylinder sich fortbewegenden Papierstreifen benutzen, um Hebungen und Senkungen der Blätter in geeigneter Weise auf berusstes Papier schreiben zu lassen.

Nachwirkung der Tagesperiode, wenigstens am ersten Tage nach der Verdunklung, herauszulesen.

Auch Trifolium incarnatum, welches ich übrigens nur beiläufig untersuchte, führt autonome Bewegungen von ansehnlicher Amplitude und mässiger Zeitdauer aus. Diese spontanen Bewegungen, welche ja ganz unabhängig von der Tagesperiode vor sich gehen, sind es offenbar, welche das von Sachs [1]) an im Dunklen befindlichen Pflanzen dieser Art in kürzeren Intervallen beobachtete Oeffnen und Schliessen der Blättchen bewirkten. Ebenso sind es autonome Bewegungen, welche die von dem eben genannten Autor gemuthmasste doppelte Tagesperiode der Blättchen von Oxalis Acetosella herbeiführten, deren autonome Bewegungen ich zu 20 bis 70 Grad bei einer Schwingungszeit von $^3/_4$ bis 2 Stunden fand und die auch hier die Nachwirkung der täglichen periodischen Bewegungen verdecken können. Wenn an diesen Pflanzen Beobachtungen nur in grossen Intervallen gemacht werden, so würden die Blättchen zufällig jedesmal in solcher Stellung getroffen werden können, dass ein der Tagesperiode entsprechender Gang herauskäme, obgleich thatsächlich dieser nicht zu erkennen ist und die Blättchen fortwährend in kürzerem Tempo hin- und hergehende Bewegungen ausführen.

Die Verwechslung der autonomen Bewegungen und der Nachwirkungsbewegungen der Tagesperiode ist, wie wir soeben kennen lernten, einer der Gründe, welcher einer Beschleunigung der täglichen periodischen Bewegungen das Wort redeten. Auf eine solche Beschleunigung weisen auch die von Sachs [2]) mit Acacia lophantha angestellten Versuche nicht hin, wenn man die früheren Auseinandersetzungen im Auge behält und namentlich beachtet, dass der Zeitpunkt der Aneinanderpressung der Blättchen sich ändern kann, auch wenn die Zeitdauer der Amplitude durchaus dieselbe bleibt. Eben dieses ist für Mimosa pudica im Auge zu behalten, mit der ich selbst keine Experimente anstellte. Die von Sachs [3]) mitgetheilten Beobachtungen lassen eine Beschleunigung der Tagesperiode für ältere Blätter kaum erkennen, doch muss ich für diese, wie auch für jüngere Blätter, mit einem Urtheil zurückhalten, da ich keine eigenen Erfahrungen habe, und es mir unbekannt ist, ob hier autonome Bewegungen oder auch andere Verhältnisse im Spiele sind. Die von Millardet [4]) und Bert [5]) aufge-

1) Flora 1863, p. 497. Experimentalphysiol. p. 494.
2) Flora 1863, p. 487. — Experimentalphysiol. p. 487.
3) Flora 1863, p. 483. — Experimentalphysiol. p. 45.
4) Nouvell. récherches etc. p. 64 ff.
5) Mém. d. l'Acad. d. Bordeaux 1870, Bd. VIII, p. 15 des Separatabzuges.

führten Versuche geben keine Veranlassung, auf eine Beschleunigung der Tagesperiode der Blättchen im Dunklen zu schliessen. Millardet's Beobachtung, dass die tiefste Senkung des primären Blattstieles im Finstern verfrüht oder verspätet eintritt, müssen wir hier übergehen, da in diesem Falle, wie wir noch hören werden, besondere Verwicklungen im Spiele sind.

Zum guten Theil fusst die Annahme einer Beschleunigung der täglichen periodischen Bewegungen bei Ausschluss des täglichen Beleuchtungswechsels auf der von De Candolle gemachten Angabe, dass bei continuirlicher künstlicher Beleuchtung von Mimosa pudica die Zeitdauer der Amplituden sehr ansehnlich verkürzt werde. Wenn ich nun auch selbst keine controlirenden Versuche ausführte, so zeigen doch die Experimente Bert's, dass eine solche Beschleunigung, wie sie De Candolle angibt, jedenfalls nicht zutrifft, wenn auch aus diesen Mittheilungen, welche ohnehin mehr beiläufig auf die Bewegung der Blättchen gerichtet sind, eine genauere Lage der Wendepunkte der Bewegung nicht zu ermitteln ist, schon weil die Beobachtungen öfters in zu grossen Intervallen geschahen. Beachtet man einfach die in folgender Tabelle zusammengestellten Schliessungs- und Oeffnungszeiten, welche Bert zunächst unter dem Einfluss des Tageswechsels und dann bei continuirlicher Beleuchtung beobachtete, so würde man höchstens auf eine gewisse Verfrühung der Schliessung und Verspätung der vollendeten Oeffnung schliessen können. Hieraus geht aber, abgesehen davon, dass diese Zeiten selbst nur ungenau ermittelt sind, noch keineswegs hervor, dass die Wendepunkte der Bewegungen thatsächlich verlegt wurden.

Tabelle IX.

Bewegung der Blättchen von Mimosa pudica nach Bert.
(L. c., 1870, p. 14 ff.)

	Schliessungszeit am Abend	Oeffnungszeit am Morgen
	Im Tageswechsel:	
2. Juli	7 U. 40′ Nachm.	
3. »	8 U. 40′ »	8 U. 25′ Vorm.
4. »	7 U. 55′ »	7 U. 10′ »
5. »	8 U. »	6 U. 30′ »
6. »		5 U. »
	In continuirlichem Licht:	
7. »	7 U. 45′ Nachm.	6 U. 45′ Vorm.
8. »	9 U. 45′ »	9 U. 30′ »
9. »	9 U. 40′ »	7 U. »
10. »	(8 U. 10′ — 12 U. »)	6 U. 45′ »
11. »	6 U. 45′ »	9 U. 45′ »
12. »		11 U. 45′ »

Die an manchen Blattorganen, wie an Blüthen von Bellis perennis, auffallend geringe Nachwirkung der täglichen periodischen Bewegungen, konnte, so lange nicht ganz besondere Sorgfalt auf vollkommene Verdunklung verwandt wurde, Zweifel aufkommen lassen, ob nicht die im Dunklen fortdauernde Tagesperiode wesentlich durch einen, wenn auch nur sehr geringen Helligkeitswechsel bedingt sei. Alle Zweifel beseitigten aber meine im Sommer 1873 bei einer möglichst vollkommenen Verdunklung angestellten Versuche. Die Pflanzen wurden hierbei unter 2 oder selbst 3 übereinandergreifende, in schwarzen Sand eingedrückte dunkle Papprecipienten gestellt und diese Zusammenstellung in einen dunklen Schrank gebracht, der sich selbst wieder in einem ziemlich verdunkelten Zimmer befand. War auch ein geringer Lichtzutritt während der kurzen Ablesungszeit nicht zu vermeiden, so konnte doch dieser unmöglich die Ursache der fortdauernden Tagesperiode sein, welche thatsächlich auch durch sehr geringe Helligkeitsschwankungen in keiner merklichen Weise beeinflusst wird.

Der Gedanke, dass die Nachwirkung der Tagesperiode durch nicht ganz vollkommenen Lichtabschluss bedingt sein könne, wird aber vollkommen dadurch unhaltbar, dass diese Nachwirkungen auch dann in gleichem Rhythmus fortdauerten, wenn mit Hülfe künstlicher Beleuchtung die Tagesperiode umgekehrt war, die Blätter sich also Nachts in Tagstellung und am Tage in Nachtstellung befanden. Einen derartigen Versuch stellte ich mit Acacia lophantha an, welche während 5 Tagen (3. bis 8. August 1873) von 7 Uhr Abends bis 9 Uhr Morgens erleuchtet, die übrige Zeit, also 10 Stunden dunkel gehalten wurde. Unter diesen Verhältnissen kamen die Blättchen zwischen 10 und 11 Uhr Morgens zu vollkommener Schliessung, waren bis 3 oder 5 Uhr Nachmittags geschlossen, begannen nun eine langsame Oeffnungsbewegung, welche durch die um 7 Uhr Abends begonnene künstliche Beleuchtung beschleunigt wurde und zwischen 8 und 9 Uhr Abends vollendet war. Als dann die Pflanze Abends nicht mehr erleuchtet wurde, sondern weiterhin im Dunklen blieb, wurden die Bewegungen in den folgenden Tagen in gleichem Rhythmus wie zuvor fortgesetzt, d. h. die Wendepunkte der Amplituden fielen nach, wie vor der dauernden Verdunklung auf ungefähr gleiche Zeiten, nämlich für die Schliessungsbewegung zwischen 1 und 3 Uhr Nachmittags, für die Oeffnungsbewegung zwischen 8 und 11 Uhr Abends.

Nachdem vollkommen sicher gestellt ist, dass die täglichen periodischen Bewegungen der Blattorgane, welche selbst erst durch Beleuchtungswechsel inducirt werden, nach Aufhebung dieses noch einige Zeit

mit nachlassender Amplitude fortgesetzt werden, kann man nicht daran zweifeln, dass bei Wachsthum und Gewebespannung, die ja in so inniger Beziehung zu den Bewegungen der Blattorgane stehen, ähnliche Verhältnisse obwalten. Für das Längenwachsthum des Stengels, welches im Dunklen schneller als am Licht fortschreitet, hat Sachs [1]) eine dem täglichen Beleuchtungswechsel entsprechende Periodicität sorgfältigst festgestellt und auch eine Fortdauer dieser im Dunklen gefunden, welche unser Autor freilich auf unvollkommenen Lichtabschluss zu schieben geneigt ist, die man aber nach unseren Erfahrungen nicht anstehen wird, als eine Nachwirkung der Tagesperiode anzusprechen. In wie weit diese Nachwirkungsbewegungen mit der Zeitdauer der täglichen periodischen Bewegungen übereinstimmen, kann aus dem Verhalten etiolirter Pflanzen nicht wohl erschlossen werden und auf Grund der beiden von Sachs [2]) mitgetheilten Versuche mit zuvor am Tageswechsel gehaltenen und dann verdunkelten Pflanzen, wage ich nicht ein Urtheil zu fällen. Für die Gewebespannung ist von Kraus [3]) und von Millardet [4]) ein täglicher periodischer Gang nachgewiesen und unter Berücksichtigung der paratonischen Wirkung des Lichtes auf jene [5]), sowie des genetischen Zusammenhanges zwischen Aenderung der Gewebespannung und den periodischen Bewegungen der Blattorgane, kann man mit Gewissheit auch die Tagesperiode der Gewebespannung in Achsenorganen als durch den Tageswechsel ausschliesslich bedingt ansehen und ferner mit Sicherheit voraussagen, dass eine Nachwirkung der täglichen Periode stattfindet.

Auch die tägliche Periodicität des Saftausflusses ist bereits von Baranetzky [6]) als ein durch Lichtwechsel hervorgerufener Vorgang und die Fortdauer der Periodicität im Dunklen als eine Nachwirkung angesprochen worden. Ueber die Berechtigung dieser Auffassung kann um so weniger Zweifel sein, als dieselben inneren Vorgänge, welche die periodische Aenderung von Expansion, resp. Wachsthum der Gewebe verursachen, offenbar in inniger, wenn auch vielleicht verwickelter Beziehung zu den bedingenden Ursachen des periodischen Saftausflusses stehen. Für die im Dunklen allmälig nachlassende Periodicität des Saftausflusses fand Baranetzky, abgesehen von gewissen Unregelmässigkeiten zu Beginn des Versuches, keine Verlegung der Maxima und Minima.

1) Arbeiten d. bot. Instituts in Würzburg, Heft II, p. 99 ff.
2) L. c., p. 160.
3) Botan. Zeitung 1867, p. 121 ff. und in Millardet's Abhandlung p. 58.
4) Nouvell. recherches etc. 1869, p. 17 ff.
5) Kraus, Botan. Zeitung 1867, p. 125.
6) Untersuchungen über die Periodicität des Blutens 1873, p. 37 ff.

4. Beziehung zwischen Beleuchtungszeit und paratonischer Reactionsfähigkeit.

Ohne Kenntniss der Entstehung der Tagesperiode lag es nahe anzunehmen, dass ein auf paratonische Wirkung mit beschleunigtem Wachsthum anwortender Zustand erst nach einiger Zeit wieder regenerirt werde und eben hierin die Ursache für die ausgiebige Wirkung der Verdunklung am Abend und der Erhellung am Morgen liege [1]), die, wie wir nunmehr kennen gelernt, in dem Zusammenwirken von Nachwirkungsbewegung und paratonischem Einfluss ihre Erklärung findet. Dass in der That die Ausgiebigkeit paratonischer Wirkung nicht durch längere Ruhezeit bedingt ist, zeigt sehr schlagend Siegesbekia flexuosa, welche bei continuirlicher Beleuchtung ihrer periodischen Bewegung beraubt, auf Verdunklung nicht merklich stärker reagirte, als etwa eine am Tageswechsel gehaltene und in den Mittagsstunden verdunkelte Pflanze (siehe p. 41).

Wenn nun auch oben gezeigt wurde, dass länger fortgesetzte Beleuchtung die durch specifische Empfindlichkeit und die Grösse des Helligkeitswechsels bedingte Wirkung der Verdunklung nicht vermehrt, so ist doch ohne weiteres klar, dass dieses nicht gilt, sofern es sich um kurze Beleuchtungszeit zuvor im Dunklen gehaltener, aber natürlich im Phototonus befindlicher Objekte handelt. Besonders für die Gelenke ist einleuchtend, dass für bestimmte Helligkeitsabnahmen die grösste Amplitude einer Receptionsbewegung erst erreicht wird, nachdem die Expansionsintensität der antagonistischen Gewebe auf das dem Helligkeitsgrade entsprechende Maass zurückgegangen ist, da ja die paratonische Bewegung durch ungleich schnelle Zunahme der Ausdehnungskraft in den Gelenkhälften bedingt ist und die bei Verdunklung sich stärkst expandirende Hälfte, bei Erhellung am schnellsten von ihrer Expansionskraft verliert. Es ist auch leicht festzustellen, dass z. B. die Blättchen von Acacia lophantha nach kurzer, etwa 10 Minuten fortgesetzter Beleuchtung nur sehr wenig, nach halbstündiger gleichartiger Beleuchtung aber schon recht ansehnlich auf Verdunklung reagiren. Auch die nutirenden Blätter ergeben ein gleiches Verhalten, das hier von besonderem Interesse ist.

In einem Versuche mit Impatiens noli tangere wurden vier Pflanzen Abends dunkel gestellt, um Morgens $8^1/_2$ Uhr kurze Zeit beleuchtet und dann wieder verdunkelt zu werden, wobei an jeder Pflanze zwei

1) Siehe meine Physiolog. Untersuchungen 1873, p. 198 und 205.

Blätter beobachtet wurden. Nach einer 5 Minuten lang fortgesetzten Beleuchtung an sehr hellem Tageslicht hatten sich die fraglichen Blätter zweier Pflanzen nur um 1 bis 2 Grad erhoben, senkten sich nun aber in Folge von Verdunklung um 6 bis 9 Grad. Die Blätter der beiden anderen Pflanzen wurden in gleicher Weise während 15 Minuten beleuchtet, wobei Hebung um 4 bis 8 Grad und nach Verdunklung Senkung um 25 bis 37 Grad stattfand. Dass hier keine individuellen Eigenthümlichkeiten im Spiele waren, ergab der am anderen Tage nach Vertauschung der Pflanzen in gleicher Weise wiederholte Versuch.

Für Gelenke könnte die bei Beleuchtung nur allmälige Abnahme der Expansionskraft ausreichend erscheinen, um die ungleich starke Reaction nach verschieden langer Beleuchtung zu erklären, bei Impatiens aber ging während der kurzen Beleuchtungszeit, wie auch die geringe Hebung der Blätter ergibt, keine nennenswerthe Längenänderung in der Bewegungszone vor sich und doch folgt auf Verdunklung ein stossweises Wachsthum der Oberseite, welches bei einer Senkung von 25 bis 37 Grad durch mikrometrische Messung wohl zu 3 bis 4 Procent für die sich am stärksten krümmende Partie gefunden worden wäre. Hier ist es also klar, dass Beleuchtung schnell irgend welche Veränderungen hervorruft, welche die Bewegungszone befähigen, in Folge der Verdunklung das beschleunigte, stossweise Wachsthum auszuführen. Dass übrigens etwas Analoges in den Gelenken vorkommt, d. h. dass durch Verdunklung die Ansdehnungskraft der Schwellgewebe vorübergehend über das im Dunklen zuvor bestandene Maass getrieben wird, soll später gezeigt werden.

Nach einer gewisse Zeit fortgesetzten Beleuchtung nimmt weiterhin die durch Verdunklung hervorrufbare Bewegung nicht mehr zu, wie der schon mitgetheilte Versuch mit Siegesbekia und entsprechende Experimente mit Impatiens noli tangere ergeben, doch ist es unbekannt nach welcher Zeit ein solcher Gleichgewichtszustand erreicht ist. Dieses dürfte aber wohl ziemlich schnell der Fall sein, da die beiden eben genannten Pflanzen, wenn sie dem täglichen Beleuchtungswechsel ausgesetzt sind, bereits Morgens 8 Uhr ihre Blätter anscheinend ebensoweit auf Verdunklung senken, als nach mehrtägiger continuirlicher Beleuchtung. Ob freilich im ersteren Falle weitere Beleuchtung durchaus keinen Einfluss auf den Gang der hervorrufbaren Receptionsbewegungen ausübt, muss ich doch dahin gestellt sein lassen, da z. B. Versuche mit Acacia lophantha zeigten, dass die dem täglichen Beleuchtungswechsel ausgesetzten Pflanzen durch Verdunklung in den Morgenstunden Receptionsbewegungen von siebenstündiger Dauer aus-

führten, während die entsprechende Schwingungszeit bei in continuirlichem Licht gehaltenen Blättern 13 bis 18 Stunden betrug, obgleich in beiden Fällen die paratonisch wirkende Helligkeitsabnahme jedenfalls nicht sehr verschieden war.

Bei Herstellung des paratonisch reactionsfähigen Zustandes kann aber doch, unabhängig von Beleuchtung, eine gewisse Ruhezeit massgebend sein. Dieses tritt deutlich an den Blüthen von Crocus hervor, welche auf Temperaturschwankungen sehr ansehnliche Bewegungen ausführen, die bei schnell aufeinanderfolgender Wiederholung schwächer, dann nach längerer Pause aber wieder ansehnlicher werden, auch wenn die Blüthen fortwährend verdunkelt sind [1]). Eine analoge Ursache dürfte dem Verhalten der Blätter von Impatiens noli tangere zu Grunde liegen, welche Nachts dunkel gehalten, nach kurzer Beleuchtung am Morgen und darauf folgender Lichtentziehung eine ansehnlichere Senkung ausführten, als später, wenn sie nach andauernder zweistündiger Verdunklung wieder eine gleiche Zeit wie zuvor und mindestens ebenso stark erleuchtet wurden. Wie sich in dieser Beziehung Gelenke verhalten, habe ich versäumt festzustellen, doch kann eine entsprechende Kenntniss vielleicht von Interesse sein. Denn da die Bewegungen in den Gelenken ohne Wachsthum, in der Bewegungszone nutirender Blätter aber mit Wachsthum ausgeführt werden, so kann eventuell beurtheilt werden, ob die in der Ruhezeit sich abwickelnden Vorgänge specielle Beziehung zum Wachsthum, resp. zu den mit diesem in Verbindung stehenden Vorgängen haben. Wie dem nun auch sei, so ist doch jedenfalls zu beachten, dass (wenn ich so sagen darf) nach der durch Receptionsbewegungen herbeigeführten Erschlaffung, zur Wiederherstellung des früheren Zustandes nicht nur Beleuchtung, sondern auch unabhängig von dieser sich im Organismus abwickelnde Vorgänge eine Rolle spielen könnten.

5. Intensive und einseitige Beleuchtung.

Bisher haben wir nur erfahren, dass bei zunehmender Helligkeit jede allseitige Steigerung der Beleuchtung in demselben Sinne auf die Blattbewegungen influirt. Nicht so ist es bei Oxalis Acetosella deren gedreite, am Tage horizontal ausgebreiteten Blättchen im directen Sonnenlicht in eine der Nachtstellung habituell gleichende Lage übergehen, d. h. sich dem Blattstiel anlegen, während in diffusem Licht

1) Siehe meine Physiol. Untersuchungen, p. 182.

Helligkeitszunahme Hebung der Blättchen bewirkt. Cohn, welcher die Senkung der Blättchen im Sonnenlicht auffand, stellte auch schon fest, dass die Sonnenstrahlen hier nicht durch Erwärmung wirksam sind, was von Batalin und mir bestätigt wurde[1]). Batalin identificirte die durch Sonnenlicht und durch Verdunklung hervorgerufene gesenkte Lage der Blättchen, während beide, wie von mir gezeigt wurde, wesentlich verschieden sind, da die Biegungsfestigkeit der Gelenke im intensiven Lichte abnimmt, im Dunklen aber zunimmt. Im Uebrigen musste ich (a. a. O.) mich auf Vermuthungen beschränken, weil mir namentlich auch unbekannt war, ob die Erschlaffung in den Gelenken der thatsächlich im Sonnenlicht gesenkt bleibenden Blättchen constant oder nur vorübergehend vermindert ist.

Eine nähere Untersuchung ergab, dass die Biegungsfestigkeit der Gelenke in constantem intensivem Licht sich auf gleichem verringertem Maasse hält. Die nach der Brücke'schen Methode, bei aufrechter und abwärts gerichteter Stellung gemessene Winkeldifferenz, wurde z. B. in einem Versuche in hellem diffusem Licht um $8^1/_4$ Uhr Morgens zu 5 Grad festgestellt, im Sonnenlicht sank dieselbe bis 8 Uhr 20 Minuten auf 10 Grad und wurde nun bei verschiedenen bis 11 Uhr Morgens vorgenommenen Bestimmungen zwischen 9 und 11 Grad gefunden, während diese Winkeldifferenz wieder innerhalb $^3/_4$ Stunden auf 5 bis 6 Grad zurückging, als die Pflanze in diffuses Licht zurückgebracht worden war. Während der intensiven Beleuchtung wurden die Blättchen nur von Sonnenstrahlen getroffen, welche eine in einem parallelwandigen Gefässe befindliche Wassermasse passirt hatten; dabei schien die Sonne durchaus ungetrübt in der Beobachtungszeit. Zu ähnlichem Resultate führten auch drei weitere Experimente, welche im Allgemeinen die fragliche Winkeldifferenz in der Sonne $1^1/_2$ bis 3 mal so gross als in diffusem Licht ergaben. Aus diesen Versuchen folgt aber, dass Senkung der Blättchen in der Sonne nicht allein Folge einer Reizung sein kann, da ja solche nur vorübergehende Senkung herbeiführen würde, und weiter, dass die Relation der Expansionskraft in den Gelenkhälften bei sehr intensivem Licht dauernd geändert, an gesammter Intensität aber weit geringer ist, als bei der Nachtstellung der Blättchen.

Es ist schon erwähnt, dass unterhalb einer gewissen Lichtintensität jede Helligkeitssteigerung eine Hebung der Blättchen bewirkt, auf die dann, wie bei anderen Receptionsbewegungen, eine rückgängige

1) Vergl. meine Physiol. Untersuchungen p. 76, woselbst auch die Literatur angegeben ist.

Bewegung folgt. So führten die in Tagstellung befindlichen Blättchen einer an stark diffusem Licht gehaltenen Pflanze paratonische Hebungen von 10 bis 50 Grad aus, als sie in ein durch zwei Lagen Schreibpapier gedämpftes Sonnenlicht kamen und auch dann erfolgte wieder eine Hebung, als nach einer Stunde eine Lage Schreibpapier entfernt wurde. Dagegen senkten sich die Blättchen um 30 bis 50 Grad als an die Stelle des Schreibpapiers zwei aufeinanderliegende Blätter Pauspapier gebracht wurden und die in grösseren Intervallen vorgenommene successive Entfernung dieser Papierlagen hat jedesmal eine weitere Senkung zur Folge. Da hierbei, wie die nach Brücke'scher Methode angestellten Versuche ergaben, die Biegungsfestigkeit der Gelenke bei jeder weiteren Erhellung abnimmt, so ist klar, dass die Senkung der Blättchen nicht dadurch bedingt sein kann, dass die Expansionsintensität nach Ueberschreitung eines gewissen Helligkeitsgrades in einer oder in beiden Gelenkhälften wieder zunimmt. Denn in diesem Falle hätte die Steifheit der Gelenke von der ersten Senkung der Blättchen ab wieder wachsen, oder wenigstens constant bleiben müssen, wenn die untere Hälfte gleichzeitig so viel an Expansionskraft verloren, als die obere daran gewonnen hätte. Auch beruht die durch intensives Licht hervorgerufene Senkung der Blättchen nicht auf der relativ stärkeren Insolation der Oberseite des Gelenkes, da gleiches Resultat erzielt wird, wenn die Unterseite der Blättchen durch entsprechend reflectirtes Sonnenlicht beleuchtet wird.

Beachtet man, dass die Blättchen bei anhaltender Insolation fortwährend gesenkt bleiben, so steht soviel fest, dass bei Zunahme der Helligkeit, von einem gewissen Grade dieser ab, die Expansionskraft nicht nur in einem anderen Verhältniss als zuvor abnimmt, sondern auch deren endliche Relation eine andere wird. Um dieses zu erreichen bieten sich zwei Möglichkeiten dar, entweder muss, von dem specifischen Helligkeitsgrade an, die obere Gelenkhälfte auf gleicher Expansionsgrösse verharren, während sich diese in der unteren Hälfte bei weiterer Helligkeitssteigerung vermindert, oder diese Abnahme muss beide antagonistische Partien, die untere Gelenkhälfte jedoch relativ ansehnlicher treffen. Die Richtigkeit der letzteren Alternative ergibt sich aus der auf eine hervorgerufene Senkung folgende Hebung der Blättchen, welche darin ihre Erklärung findet, dass die untere Gelenkhälfte schneller als die obere, letztere aber doch auch an Expansionskraft verliert. Die den Receptionsbewegungen im Allgemeinen entsprechende Bewegung der Blättchen in Folge der Beleuchtungssteigerung oberhalb des specifischen Helligkeitsgrades ist übrigens nur gut

zu beobachten, wenn man in etwas gedämpftem Sonnenlicht operirt, so dass die Blättchen sich nicht bis zur Anpressung an den Blattstiel senken. Ausserdem ist auch zu beachten, dass die Blättchen von Oxalis Acetosella autonome Bewegungen ausführen, welche bei intensiver Beleuchtung allerdings augenscheinlich verringert werden.

Geschieht die Helligkeitssteigerung nur allmälig, so ist nicht daran zu denken, dass eine hervorgerufene Reizbewegung bei der Senkung der Blättchen von Oxalis mit im Spiele ist, da selbst die ungleich empfindlichere Mimosa pudica nur bei stärkeren Beleuchtungsschwankungen gereizt wird. Bei plötzlichem und ansehnlichem Helligkeitswechsel, etwa beim Uebertragen der Pflanzen aus sehr diffusem Licht in directe Sonne, könnte aber zugleich eine Reizbewegung hervorgerufen werden, so dass dann die schnelle Senkung Resultirende aus der Reizbewegung und der durch die Lichtzunahme bedingten Expansionsänderung wäre, welcher letztere Faktor aber allein verursacht, dass die Blättchen bei intensiver Beleuchtung in gesenkter Stellung verharren. Ob nun ein derartiges Zusammenwirken wirklich stattfindet, oder nicht, muss ich dahin gestellt sein lassen.

Ein Verhalten, wie wir es eben für die Blättchen von Oxalis kennen lernten, ist mir nur für diese bekannt, doch ist kaum zu zweifeln, dass auch in noch anderen Fällen Helligkeitssteigerung, von einem specifischen Intensitätsgrade ab, anders auf die Bewegungen wirkt, wie Helligkeitsschwankungen unterhalb der fraglichen Lichtintensität; auch die Umkehrung der Bewegungen der Perigonblätter von Crocus und Tulipa nach Ueberschreitung eines gewissen Temperaturgrades [1]) bietet wohl einen analogen Fall. Wie das gleiche Verhalten der durch reflektirtes Sonnenlicht von unten beleuchteten Blättchen von Oxalis Acetosella ergibt, sind die durch intensives Licht bewirkten Stellungsänderungen hier durch den Effect allseitiger Helligkeitszunahme, nicht aber durch einseitige stärkere Beleuchtung bedingt, welche freilich auch Stellungsänderungen dadurch hervorruft, dass die Expansionskraft, resp. das Wachsthum der stärkst beleuchteten Seite am meisten verlangsamt wird und in Folge dessen das Blatt sich nach dem intensivsten Licht hin bewegt.

An den Blättchen gefiederter Leguminosenblätter ist vielfach beobachtet worden, dass sie sich, von directer Sonne getroffen, nach aufwärts bewegen, mit ihren Oberseiten sich also näheren [2]). Dieses thun

1) Siehe meine Physiol. Untersuchungen p. 190.

2) Dieses bemerkten schon Valerius Cordus (1561), du Fay (1736) und Bonnet (1754). Von einigen Autoren ist diese Stellung wohl auch als Mittags-

nicht nur solche Blättchen, welche sich Abends aufwärts zusammenlegen (Acacia, Mimosa), sondern auch solche, welche in Nachtstellung abwärts geschlagen sind (Robinia). Da diese Bewegungen ausschliesslich durch einseitig stärkere Beleuchtung bedingt sind, so senken sich umgekehrt alle Blättchen, wenn sie durch reflektirtes Sonnenlicht von unten beleuchtet wurden und hierbei kann, wie auch bei Beleuchtung von oben, beinahe ein Zusammenlegen der Blättchen zu Stande kommen. Entsprechende Bewegungen ergeben sich auch, wenn eine der Flanken des Gelenkes stärker beleuchtet wurde als die andern. Besonders empfindlich habe ich in dieser Beziehung Lourea (Hedysarum) vespertilionis gefunden, wo die Gelenke auf starke einseitige Beleuchtung einer Flanke so schnell reagiren, dass man im günstigen Falle die nach der Lichtquelle hin gerichtete Drehung der Blätter ohne weiteres wahrnehmen kann.

Ein durchaus analoges Verhalten zeigen bei einseitig stärkerer Beleuchtung auch die nutirenden Blattorgane, nur dass in der Bewegungszone dieser Wachsthum, was in den Gelenken Expansion ist und demgemäss muss Heliotropismus mit und ohne Wachsthum unterschieden werden. Diese Analogie ist aber auch für die Auffassung und die nähere Untersuchung des positiven Heliotropismus bedeutungsvoll, denn in unserem Falle ist die Einkrümmung durch den Antagonismus von Gewebecomplexen bedingt und es ist am wahrscheinlichsten, dass die ungleiche Expansion, resp. das ungleiche Wachsthum dieser durch entsprechende Aenderung des in den Zellen herrschenden hydrostatischen Druckes zu Stande kommt. Der Heliotropismus einzelliger Organe kann aber nicht allein durch Variation des allseitig gleichmässig wirkenden hydrostatischen Druckes erklärt werden, hier muss irgend eine andere Wirkung des Lichtes, sei es nun auf Zellhaut oder auf Protoplasma, im Spiele sein [1]). Denselben Einfluss kann natürlich das Licht gleichzeitig auf die einzelnen Zellen von Gewebecomplexen haben, doch auch ohne eine derartige, die einzelne Zelle zu heliotropischer Krümmung veranlassende Einwirkung, wird durch den Antagonismus der sich ungleich ausdehnenden, resp. wachsenden Gewebecomplexe heliotropische Krümmung zu Stande kommen. Demnach liegen, zunächst dem positiven Heliotropismus, zwei verschiedene Ursachen zu Grunde, welche auseinandergehalten werden müssen, wenn sie sich vielleicht auch einmal, bei genauer Kenntniss der inneren Vorgänge, auf ein einheitliches

schlaf bezeichnet worden. Literaturangaben bei Dassen (Wiegmann's Archiv IV, 1838, p. 216) und Planchon (Bull. d. l. soc. bot. de France 1858, p. 469).

1) Vgl. Sachs, Lehrbuch IV. Aufl., p. 806.

Princip zurückführen lassen. Es ist aber klar, wie die Beachtung des Heliotropismus mit und ohne Wachsthum für das Studium der heliotropischen Krümmungen von Wichtigkeit ist und in noch höherem Maasse werden kann, wenn sich nicht wachsende einzellige, oder aus Zellreihen bestehende Objekte für dieses Studium verwenden lassen sollten.

6. Dunkelstarre.

In allen unseren Versuchen wurde ein reactionsfähiger Zustand der Objekte vorausgesetzt, der aber bekanntlich durch verschiedene Einflüsse aufgehoben werden kann. Alle diese dürften chlorophyllführende und chlorophyllfreie Blattorgane in gleicher Weise beeinflussen, bis auf das Licht, dessen Einwirkung, so weit mir bekannt, nur für die chlorophyllhaltigen Objekte nöthig scheint, um dieselben in den bewegungsfähigen Zustand, den sog. Phototonus zu setzen, während chlorophyllfreie Blattorgane auch im Dunklen reactionsfähig werden und bleiben, in einen Zustand der Dunkelstarre also nicht verfallen. Die bei völligem Lichtabschluss entwickelten Blüthen von Crocus führen auf Temperaturschwankungen ansehnliche Bewegungen aus [1]) und wahrscheinlich bleiben auch andere Blüthen bei Lichtabschluss reactionsfähig, nur wird dieses minder leicht nachzuweisen sein, wenn die Empfindlichkeit gegen Temperaturdifferenzen eine geringe ist. Der paratonische Erfolg der Erhellung ist minder beweisend, da ja hierbei der Faktor ins Spiel kommt, dessen Ausschluss den Starrezustand chlorophyllführender Organe herbeiführt; immerhin wird man Starre wohl nicht annehmen können, wenn Blüthen, die sich im Dunklen entfalteten, bei Beleuchtung sogleich eine Oeffnungsbewegung begannen. Die von Sachs [2]) nachgewiesene, wesentlich normale Entfaltung der Blüthen ist ohnedies ein directes Argument gegen einen Starrezustand, denn, wenn Wachsthum thatsächlich vor sich geht, wird dieses auch durch äussere Agentien beeinflusst werden können. Solches zeigen auch die Staubfäden von Cynara Scolymus, welche im Dunklen entwickelt vollkommen reizbar sind. Meine Versuche sind freilich nur mit abgeschnittenen, unentwickelten Blüthenköpfen gemacht, welche in Wasser stehend, im Dunklen ihre Blüthen im Laufe von 10 bis 16 Tagen, wenn auch etwas kümmerlich, so doch ziemlich normal entfalteten und, wie schon gesagt, Reizbarkeit der Staubfäden zeigten.

---

1) Siehe meine Physiol. Untersuchungen p. 200.

2) Experimentalphysiologie, p. 33.

Dunkelstarr werden also die Blätter, welche sich bei Lichtabschluss abnorm oder fast gar nicht entwickeln. Bei diesen Blättern ist aber, wie Prantl [1]) nachwies, wie in anderen Fällen das Wachsthum in der Nacht beschleunigt, am Tage verlangsamt, wenn die Pflanze zuvor vom Licht getroffen war und sich also im Phototonus befand, welcher durch irgend eine Einwirkung der Beleuchtung bedingt werden muss, die bei Mangel des Chlorophyll's unnöthig ist; mit dem Chlorophyll, resp. dessen Functionen, wird deshalb die Dunkelstarre in irgend einer Beziehung stehen. Wenn die Gelenke von Mimosa pudica dunkelstarr geworden sind, enthalten die Parenchymzellen anscheinend ebensoviel Glycose als zuvor [2]) und auch das Gleichbleiben der Biegungsfestigkeit der Gelenke im Dunklen deutet darauf hin, dass wenigstens endosmotisch wirksame Stoffe sich nicht verminderten. Für die Gelenke kann also Mangel an Assimilationsprodukten nicht Ursache der Dunkelstarre sein [3]) und nach Analogie werden wir dieselbe für die sich ja im Uebrigen so gleich verhaltenden Nutationsorgane annehmen dürfen, wobei ja sehr wohl möglich ist, dass die Blätter bei ihrem Wachsthum, vermöge historisch gegebener Eigenthümlichkeit, wesentlich auf Verwendung autochthoner Assimilationsprodukte angewiesen sind.

Da chlorophyllfreie Objekte thatsächlich im Dunklen wachsen und hierbei Stärke und anderes Material consumiren, so ist es jedenfalls höchst unwahrscheinlich, dass bei grünen Blättern Lichteinfluss direct nothwendig ist, um vorhandene Stärke oder andere Assimilationsprodukte in zum Wachsthum verwendbare Form zu bringen [4]) und dass hiermit die Dunkelstarre zusammenhänge; zudem widerspricht einer solchen Ansicht direct, dass ja die chlorophyllführenden Gelenke, welche nicht wachsen, dunkelstarr werden. Beachtet man alles dieses, so kann man die Ursache der Dunkelstarre nicht auf die Assimilationsprodukte selbst, auch nicht auf bestimmte Umwandlung dieser durch das Licht schieben.

Das Verhalten der periodische Bewegungen ausführenden Blattorgane ist bei chlorophyllfreien und chlorophyllhaltigen Objekten (Blätter und Blüthen), wie schon oft erwähnt, so übereinstimmend, dass

1) Arbeiten d. bot. Instituts in Würzburg, 1873, Heft III, p. 384.

2) Meine Physiol. Untersuchungen p. 67. — Die Gelenke von Phaseolus enthalten überhaupt nur Spuren eines Kupferoxyd reducirenden Körpers.

3) Einer solchen Annahme huldigt Bert. Mém. d. l'Acad. d. Bordeaux 1871, p. 51.

4) Für im Dunklen mit Stärke erfüllt bleibende und dabei nicht wachsende Cotyledonen sprach Kraus eine solche Ansicht aus. Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. VII, p. 214.

die Vorgänge in den Zellen, welche speciell Wachsthum resp. Expansion) vermitteln, in beiden Fällen als gleich angenommen werden müssen. Dann ist aber der Chlorophyllapparat, weil nicht überall vorhanden, von jenen Wachsthums- und Expansionsvorgängen direct unabhängig, wird aber deshalb doch diese sistiren können, denn das specifische Zellenleben, durch das Zusammengreifen aller einzelnen Functionen bedingt, wird mit Störung oder Aufhebung einer dieser derartig afficirt werden können, dass auch andere, ihrer äusseren Wirkung nach unabhängige Functionen erlahmen oder erlöschen. Nach unserer Auffassung führt also der Einfluss der Dunkelheit auf den Chlorophyllapparat und dessen Functionen zu pathologischen Vorgängen in den Zellen [1]), welche in den des Chlorophylls entbehrenden Zellcomplexen unterbleiben. Wird in Folge jener Vorgänge die paratonische Empfindlichkeit in den periodische Bewegungen ausführenden chlorophyllhaltigen Organen endlich ganz aufgehoben, so ist, wie das Wachsthum etiolirter Internodien zeigt, doch durchaus nicht nothwendig, dass die Lichtentziehung immer alle Zellfunctionen sistirt.

Wie von mir früher gezeigt, werden Blätter auch dann dunkelstarr, wenn sie allein verdunkelt werden, während die übrige Pflanze am Licht bleibt. Diese rein lokale Wirkung der Verdunklung steht übrigens mit unserer Anschauung in völligem Einklang. Dass die Dunkelstarre nicht Folge einer Anhäufung von Kohlensäure in den Geweben sein kann, ist aus den hier beigebrachten Thatsachen bestimmt zu folgern und auch schon bei anderer Gelegenheit von mir dargethan worden. Auch ist leicht einzusehen, dass es sich zur Herstellung des Phototonus nur um Beleuchtung, nicht um Variation dieser handelt, und dass demgemäss Millardet's [2]) Annahme, es dürfte Mimosa bei continuirlicher Beleuchtung gleichfalls starr werden, auf unrichtiger Induction beruht. Uebrigens fand auch Bert [3]), dass bei fortgesetzter Beleuchtung die Reizbarkeit der Blätter von Mimosa pudica eher zu- als abnimmt.

Die Betrachtung der Dunkelstarre führte unvermeidlich auf im Inneren der Zelle sich abwickelnde Vorgänge, welche für uns noch in tiefstes Dunkel gehüllt sind und in die Lichtblicke wohl kaum durch unmittelbarste Beobachtung, sondern nur durch geeignete Combination von

---

1) Diese müssen bei höherer Temperatur schneller eintreten, wenn Dutrochet's Angabe richtig, dass die Pflanzen früher in höherer als in niederer Temperatur dunkelstarr werden. — Mémoir. p. servir a l'histoire d. végétaux et d'animaux (Brüsseler Ausgabe) 1837, p. 279.

2) Nouvelles récherch. etc. 1869, p. 36.

3) L. c. 1871, p. 26 d. Separatabdrucks.

Erscheinungen, welche in Beziehung zu einzelnen Functionen stehen, zu erhoffen sind. Solche Versuche scheuen, hiesse die Hoffnung aufgeben den Schleier jemals zu lüften, der über dem Zellenleben ruht, was im Sinne keines Forschers liegen kann, der im organischen Leben nicht den Ausfluss anderer Kräfte sieht, als solcher, die, wenn vielleicht auch noch unvollkommen oder selbst zugegeben noch gar nicht erkannt, die anorganischen Körper unseres Planeten und aller Weltkörper beherrschen. Nur darf in keinem Augenblick das klare Bewusstsein schwinden, dass mit dem versuchten Eindringen in den inneren Zellenmechanismus und die verwickelten Beziehungen seiner Functionen, vorläufig die Hypothese beginnt. Damit habe ich aber auch gekennzeichnet, wie ich den Versuch die Ursache der Dunkelstarre in den complicirten Vorgängen des Zellenlebens zu suchen aufgefasst wissen möchte.

Von Interesse ist das Verhalten der periodische Bewegungen ausführenden Pflanzen bei längerem Aufenthalt in den verschiedenen Spectralfarben, woraus wohl noch weitere Mittel zur Beurtheilung der Ursache der Dunkelstarre zu gewinnen sein dürften. Bis jetzt liegen in dieser Richtung nur Versuche mit Mimosa pudica vor, welche Bert [1]) mit aus verschiedenfarbigem Glas aufgebauten Käfigen ausführte, von denen jedoch nur der aus rothem Glase construirte monochromatisches Licht, die übrigen einen grösseren oder geringeren Theil des Sonnenspectrums durchliessen.

Für uns ist es aber gerade von Bedeutung, dass in den Versuchen des genannten Forschers Mimosa unter dem alleinigen Einfluss rother und oranger Strahlen im Laufe von mehr als 3 Monaten (12. October bis Ende Januar) nicht dunkelstarr wurde. Diesen Strahlen kommt nach Bert's Versuchen eine nur geringe paratonische Wirksamkeit zu [2]), welche in der stärker brechbaren Hälfte des Sonnenspectrums eine sehr grosse ist. Da nun die Strahlen geringerer Wellenlänge Wachsthum resp. Expansion wie Tageslicht beeinflussen, während sich die rothen Strahlen in dieser Beziehung fast wie Dunkelheit verhalten [3]), so kann auch hieraus wieder gefolgert werden, dass die Dunkelstarre nicht direct durch die mit Wachsthum und Expansion zusammenhängenden Vorgänge bedingt

1) L. c. 1871, p. 28 ff.

2) Gleiches fand auch Sachs (Botan. Zeitung 1857, p. 812). — Auf eine nicht übereinstimmende ältere Angabe Ritter's ist kein Gewicht zu legen, da die angeführten Beobachtungen ohnedies eine andere Erklärung zulassen, als sie der Autor gibt. Gehlen's Journal Bd. VI, p. 472, citirt nach Glocker, Wirkung des Lichtes auf Pflanzen, 1820, p. 109.

3) Vgl. Sachs, Lehrbuch, IV. Aufl. p. 709.

wird, während sie in Beziehung zu den Functionen des Chlorophyll-apparates stehen kann, da in den rothen und orangen Strahlen, wenn auch in geringerem Maasse als am Tageslicht, Kohlensäure zersetzt wird. Die blaue Hälfte des Sonnenspectrums ist von Bert nicht ohne Mitwirkung anders brechbarer Strahlen zur Anwendung gekommen und kann deshalb darauf, dass in den angestellten Versuchen Dunkelstarre nicht eintrat, kein Gewicht gelegt werden. Dieses geht um so weniger an, als unter grünem Glase, das ausser grünen nur wenig andere Strahlen durchliess, die Pflanzen fast so schnell als im Dunkeln starr wurden. Diese, wie auch die anderen Versuche im farbigen Licht, werden erst dann für Erklärung der Dunkelstarre mit Erfolg verwandt werden können, wenn allen bei den Experimenten in Betracht kommenden Verhältnissen Rechnung getragen wird und je nach der Wirkung des blauen Lichtes kann es eventuell auch nöthig werden, die Beziehung der ultravioletten Strahlen zu paratonischer Wirkung und Dunkelstarre zu prüfen. Ob die rothen Strahlen die täglichen periodischen Bewegungen fortdauern machen, ist aus Bert's Angaben nicht sicher zu entnehmen. doch scheint nach diesen die Amplitude der periodischen Bewegungen nur vermindert zu sein, wie es auch zu erwarten sein dürfte, wenn jenen Strahlen eine gewisse paratonische Wirksamkeit zukommt.

Es lag nicht in meinem Plane die Modalitäten der Dunkelstarre allseitig zu verfolgen und so muss ich auch dahin gestellt sein lassen, wie lange Pflanzen im Starrezustand verharren können ohne zu Grunde zu gehen. Dass vollkommene Starre ohne Vernichtung des Lebens möglich ist, ergibt sich daraus, dass bei Mimosa die Reizbarkeit, bei Trifolium pratense die autonome Bewegung vollkommen erloschen sein kann, wenn Zurückbringen ans Licht den empfindlichen Zustand zurückruft. So lange dies der Fall, hält sich die Biegungsfestigkeit der Gelenke auf gleichem Maasse wie am ersten Tage nach der Verdunklung, sobald die Biegungsfestigkeit im Dunklen gesunken war, gingen auch die Blätter beim Zurückbringen ans Licht zu Grunde (nach Versuchen mit Phaseolus vulgaris und Trifolium pratense). Nach Millardet[1]) soll freilich die Spannung in den Gelenken von Mimosa pudica nach dem ersten Tage des Aufenthaltes im Dunklen allmählich erlöschen, allein diese Ansicht ist nur auf die Stellung der Blattstiele basirt, die, weil nur von relativer Expansion der antagonistischen Hälften abhängig, in keinem Falle einen Maasstab für die wirklich vorhandene Spannung, resp. Steifheit der Gelenke geben kann.

1) L. c. p. 36.

Die Blattorgane scheinen im Allgemeinen nach Aufhören der täglichen periodischen Bewegungen eine der Tagstellung genäherte, oder zwischen dieser und der Nachtstellung die Mitte haltende Lage einzunehmen, doch influiren hierauf offenbar Alter und specifische Eigenthümlichkeiten. Welche Beziehungen hier obwalten habe ich nicht verfolgt.

7. Combinationsbewegungen.

Wenn in gleichem oder in entgegengesetztem Sinne thätige Bewegungsbestrebungen zusammentreffen, so ist die thatsächlich zu Stande kommende Bewegung natürlich die Resultirende der Componenten, wie wir dieses bei Entstehung der täglichen periodischen Bewegungen der Blattorgane bereits kennen gelernt haben, wobei mindestens immer Nachwirkung und paratonische Wirkung zusammengreifen. Zu diesen, deren Ausgiebigkeit an sich schon von äusseren Verhältnissen beeinflusst wird, können sich aber gelegentlich als weitere Componenten Bewegungen gesellen, welche durch von Aussen einwirkende Kräfte hervorgerufen werden, oder einen von diesen unabhängigen Ursprung haben und je ansehnlicher die angestrebten Bewegungen sind, um so mehr werden sie sich im Gang der täglichen periodischen Bewegungen geltend machen. Die autonomen Bewegungen sind, wo sie vorhanden, stets im Spiele, sofern die Pflanze sich überhaupt im bewegungsfähigen Zustand befindet, die Receptionsbewegungen aber sind durch Veränderung äusserer Verhältnisse bedingt und wenn diese gegeben, in ihrer Ausgiebigkeit durch specifische Empfindlichkeit und die Grösse der paratonischen Wirkung bestimmt.

Bei den Laubblättern und vielen Blüthen werden die stärksten paratonischen Bewegungen durch Helligkeitsschwankungen hervorgerufen und demgemäss haben diese hier auch einen grösseren Einfluss auf die periodischen Bewegungen, als irgend ein anderer von Aussen einwirkender Faktor. Die Tagesperiode selbst wird ja durch den täglichen Beleuchtungswechsel zu Stande gebracht und die Erreichung der Nacht- und Tagstellung durch die Zeit der Verdunklung und Erhellung und die Grösse der Beleuchtungsdifferenz beeinflusst, ausserdem aber wird der normale Gang der täglichen periodischen Bewegungen durch jede zufällige Helligkeitsschwankung etwas modificirt. Auf Temperaturschwankungen reagiren die Laubblätter und viele Blüthen in so geringem Grade, dass die gewöhnlichen täglichen Oscillationen der Wärme auf die Tagesbewegungen der Blätter keinen nennenswerthen Einfluss haben können. Gewisse Blüthen freilich, wie die von Crocus

und Tulipa, führen auf Temperaturschwankungen so ansehnliche Bewegungen aus, dass eine durch den Lichtwechsel bedingte Tagesperiode, bei ohnehin geringer receptiver Empfindlichkeit gegen Helligkeitsschwankungen, ganz verdeckt werden kann [1]). Ausschliesslich die Schwankungen der Wärme rufen direct Bewegungen hervor, constante niedere oder höhere Temperaturgrade beeinflussen die periodischen Bewegungen nur insofern, als durch sie der bewegungsfähige Zustand herabgedrückt oder gesteigert wird, was ja bekanntlich auch durch andere äussere Verhältnisse, wie z. B. durch den Turgescenzzustand der Gewebe geschieht. Da Expansion und Wachsthum durch die Schwerkraft beeinflusst werden und die Wirkung dieser mit der durch die Bewegung bedingten Lagenänderung der Bewegungszone sich ändert, so kann auch hierdurch die Ausgiebigkeit der Bewegung gehemmt oder gefördert werden. Dieses ist auch möglich durch die Aenderung der Stellung des Blattes, indem hierdurch dessen wirksames statisches Moment in Beziehung auf die Bewegungszone sich ändert, wovon wir noch weiterhin hören werden.

Im Obigen ist ein kurzer Ueberblick der Faktoren gegeben, welche auf den normalen Gang der Tagesperiode ihren Einfluss geltend machen können, wenn dieses auch meist nicht in so hohem Maasse geschieht, wie es durch künstlich herzustellende Verhältnisse zu erreichen ist. Sind nun auch hierüber schon mehrfach Mittheilungen gemacht, so will ich doch hier noch einige besondere Fälle des Zusammengreifens von durch Licht hervorgerufenen Receptionsbewegungen und täglichen periodischen Bewegungen kurz behandeln.

Eine durch Verdunkelung hervorgerufene Receptionsbewegung kann entweder selbst oder durch ihre Nachwirkung die täglichen periodischen Bewegungen, je nach dem Zusammentreffen mit diesen, hemmen oder fördern. In einem solchen Versuch mit Acacia lophanta, welcher auf Taf. I *C* dargestellt ist, wurde die Pflanze Morgens 8 Uhr (7. Juli) verdunkelt und fernerhin im Dunklen gehalten. Die paratonisch hervorgerufene Amplitude ist Mittags 12 Uhr vollendet, der Effect ihrer Nachwirkung macht sich aber darin geltend, dass sich die Blättchen des Abends nur bis auf 32 Grad nähern, während gleichartige Blätter einer ähnlichen Pflanze, welche seit Abends zuvor im Dunklen gehalten wurde, sich auf einige Stunden vollkommen aneinanderpressten. Der Erfolg unseres Experimentes beruht ohne Frage darauf, dass die Nachwirkungen der paratonisch hervorgerufenen und

1) Vergl. meine physiol. Untersuchungen p. 207.

der täglichen Bewegung in den Abendstunden entgegengesetzte Richtungen anstrebten, wodurch die Nachwirkung der Tagesperiode verringert wurde.

Geschieht die Verdunkelung in den Nachmittagsstunden, so dass nicht eine Nachwirkungsbewegung, sondern schon der Rückgang einer paratonisch hervorgerufenen Amplitude der Abends angestrebten Bewegung entgegenwirkt, so kann diese in noch höherem Maasse aufgehalten werden, weil eben die Receptionsbewegung mit grösserer Energie als ihre Nachwirkungsbewegungen ausgeführt wird. Indem sich so die Amplitude der Tagesperiode und damit ihrer Nachwirkungsbewegungen verringert, werden diese bei fortgesetzter Beleuchtung schneller aufhören, wie die Erfahrung auch thatsächlich ergibt. Denn auf obigen Voraussetzungen beruhte das Verfahren welches ich einschlug, um die täglichen periodischen Bewegungen durch fortgesetzte Beleuchtung schneller zu eliminiren (p. 34). Natürlich hat diese Methode nur dann sehr erheblichen Erfolg, wenn durch Verdunklung eine ansehnliche Receptionsbewegung hervorgerufen wird.

Eine Verdunklung in den späteren Nachmittagsstunden hat gleichsinniges Zusammengreifen von Receptions- und Nachwirkungsbewegung zur Folge und beschleunigt demgemäss den Eintritt der Nachtstellung, was aber begreiflicherweise nur bei paratonisch weniger empfindlichen Blattorganen sehr deutlich hervortritt. Wie es schon früher für Blüthen mitgetheilt wurde [1], so können in gleicher Weise auch Laubblätter, selbst wenn sie auf Helligkeitsschwankungen in geringem Grade reagiren, durch Verdunklung ein bis einige Stunden früher in Nachtstellung übergeführt werden.

Bei paratonisch empfindlichen Blattorganen kann durch abendliche Beleuchtung Tags verdunkelt gehaltener Pflanzen, die die Nachtstellung herbeiführende Bewegung umgekehrt und Tagstellung schnell erzielt werden, dahingegen wird bei gleicher Behandlung von den auf Helligkeitsschwankungen in geringem Grade reagirenden Blattorganen die nächtliche Bewegung fortgesetzt und entweder nur eine gewisse Retardirung dieser, oder wohl auch auf kurze Zeit eine geringe rückgängige Bewegung hervorgebracht. In diesem Falle überwiegt die Nachwirkung den paratonischen Einfluss, während es bei den empfindlichen Blättern gerade umgekehrt ist und ein entsprechendes Verhalten ergibt sich auch, wenn Blätter, welche der Tagstellung entgegen gehen, des Morgens verdunkelt werden.

---

1) Meine physiol. Untersuchungen p. 201.

Beachtet man die eben angedeuteten Verhältnisse, so kann das bei Umkehrung der Beleuchtung zu erwartende und auch faktisch erhaltene Resultat vorausgesagt werden. Der paratonischen Wirkung steht die Nachwirkungsbewegung entgegen und je verhältnissmässig grösser jene ist, um so schneller werden sich die Bewegungen dem neuen Beleuchtungswechsel fügen. Der diesem entsprechende Gang und die volle Amplitude der Bewegung wird aber erst nach völliger Aufhebung der von den früheren periodischen Bewegungen herrührenden Nachwirkungen erreicht sein, bis dahin aber werden die Bewegungen gewisse Unregelmässigkeiten zeigen, wie dieses auch schon von De Candolle[1]) und Meyen[2]) bei Versuchen mit umgekehrter Beleuchtung beobachtet wurde. Dass die Umkehrung der täglichen periodischen Bewegungen bei entsprechender Regulirung des Helligkeitswechsels gelingen muss, ist bei Beachtung der Entstehung und Fortsetzung der Tagesperiode ohne weiteres klar und wenn De Candolle in einigen Fällen unbestimmte oder auch negative Resultate erhielt, so muss der Grund in zu geringer Dauer des Versuches oder irgend anderen Ursachen liegen. Ebenso ist es aber auch klar, dass anderen Erdtheilen entstammende Pflanzen die täglichen periodischen Bewegungen dem Beleuchtungswechsel ihrer neuen Heimath anpassen müssen, womit ja auch die Erfahrung vollkommen übereinstimmt.

Wird eine Pflanze, nachdem durch Verdunklung eine Receptionsbewegung der Blätter hervorgerufen und während diese noch im Gang ist, wieder beleuchtet, so setzt sich jene Bewegung noch kurze Zeit fort, um dann erst der entgegengesetzten Bewegung zu weichen und analog verhält es sich auch mit den durch Erhellung hervorgerufenen paratonischen Bewegungen. Ein Bohnenblatt führte z. B. in Folge von Verdunklung eine Senkung von 25 Grad aus und bewegte sich, nach Zurückbringen der Pflanze ans Licht, noch um weitere 5 Grad abwärts ehe Hebung begann; ähnlich fiel auch ein mit Impatiens noli tangere angestellter Versuch aus. Ein solches Verhalten erklärt sich einfach daraus, dass das durch Verdunklung hervorgerufene Expansionsstreben, resp. Wachsthum, durch Erhellung zwar sofort retardirt, jedoch erst nach einiger Zeit völlig gehemmt wird, wobei auch zu beachten, dass die antagonistischen Hälften in relativ ungleichem Maasse durch Lichtwechsel afficirt werden. Die nur allmähliche Aufhebung des durch Verdunklung hervorgerufenen Ausdehnungsstrebens tritt ungetrübt nach

1) Memoir. présentés par divers savants 1806, Bd. I, p. 337 ff.
2) Meyen, Pflanzenphysiologie 1839, Bd. III, p. 481 u. 555.

Entfernung einer antagonistischen Hälfte der Bohnenblattgelenke hervor, indem auch in diesem Falle das durch Verdunklung bewirkte Ausdehnungsstreben nach der Erhellung noch 1 bis 5 Minuten fortdauerte und eine Bewegung des Blattes um 1 bis 3 Grade zu bewirken vermochte.

Nachdem wir nun einige durch Lichtwechsel bedingte besondere Bewegungsvorgänge behandelt haben, soll nun ein interessanter Fall von Beeinflussung der Bewegung durch Veränderung des gegen eine Gelenkhälfte wirkenden Druckes betrachtet werden, nämlich die tägliche periodische Bewegung des Hauptblattstieles von

Mimosa pudica.

An den Blättern von Mimosa pudica sind primäre und secundäre Blattstiele, sowie die Blättchen mit Gelenken versehen, vermöge deren sie Reizbewegungen und periodische Bewegungen ausführen, welche letztere allein uns hier interessiren. Der primäre Blattstiel senkt sich in den Abendstunden ziemlich schnell, erreicht im Allgemeinen zwischen 6 und 9 Uhr seine tiefste Stellung (im Juli und August), um sich dann bis Morgens 3 oder 5 Uhr zu erheben. Dann, mit Beginn des Tages, senkt sich der Blattstiel wieder ansehnlich bis 8 oder 11 Uhr, hält sich in den nächsten Stunden, unter Ausführung von Bewegungen geringerer Amplitude, in einer mittleren Stellung; um gewöhnlich zwischen 2 und 4 Uhr die schon erwähnte abendliche Senkung zu beginnen (Taf. III die Curve vom 10/7. u. 11/7.[1]).

Die secundären, in 1 bis 3 Paaren vorhandenen Blattstiele stehen während des Tages mehr oder weniger senkrecht auf dem primären Blattstiel, oder bilden mit diesem (resp. dessen Verlängerung) einen spitzen Winkel, der sich bei der abendlichen Bewegung allmählich verkleinert, so dass die Blattstiele endlich unter sich parallel werden und die gerade Fortsetzung des primären Blattstieles bilden. Diese Bewegung fällt der Zeit nach mit der Senkung des primären Blattstieles zusammen, welche letztere, wie wir noch hören werden, eine Folge der Stellungsänderung der secundären Blattstiele ist. Diese sind an nicht zu alten Blättern etwa zwischen 7 und 9 Uhr Abends parallel gestellt und beginnen zwischen 12 und 3 Uhr Nachts sich wieder auseinander zu bewegen; ältere Blätter bringen es übrigens überhaupt nicht mehr zur parallelen Stellung der Blattstiele[2]). Von den Blättchen endlich ist

1) Ausführlich verfolgt ist diese tägliche periodische Bewegung von Millardet. Vergl. dessen Nouvell. recherches etc. Taf. I u. II.

2) Näheres bei Millardet, l. c. p. 25.

es allbekannt, dass sie Tags horizontal ausgebreitet und gegen den secundären Blattstiel mehr oder weniger senkrecht gestellt sind, des Abends aber sich aufwärts zusammenlegen und nun mit dem secundären Blattstiel einen nach vorn geöffneten spitzen Winkel bilden.

Plötzliche Verdunklung ruft am Hauptblattstiel stets eine mit Hebung beginnende Receptionsbewegung hervor, auch wenn der Blattstiel in der abendlichen Senkung begriffen ist. Hierin zeigen also die täglichen periodischen Bewegungen keine Uebereinstimmung mit den durch Verdunklung hervorgerufenen paratonischen Bewegungen, wie es, da ja die Tagesperiode durch paratonische Wirkung bedingt ist, doch der Fall sein müsste. In der That würden sich auch die primären Blattstiele von Mimosa gegen Abend nicht senken, sondern erheben, wenn nicht ein anderer Faktor diesem Bestreben entgegenwirkte und dasselbe überwände. Dieser Faktor ist der vermehrte in der Längsrichtung wirkende Druck gegen die untere Gelenkhälfte, eine Folge der Bewegung der secundären Blattstiele, deren Gewicht, indem es an einem längeren Hebelarm zur Wirkung kommt, ebenso gut eine Senkung des Hauptblattstieles hervorrufen muss, als wenn an diesem eine bezüglich des Gelenkes gleich grosse vertical abwärts ziehende Kraft angebracht wird. Gleichzeitig mit der Bewegung der secundären Blattstiele nimmt die Expansionskraft in beiden Gelenkhälften, in der unteren sogar relativ ansehnlicher zu, aber der in besagter Weise vermehrte Druck wird entweder nur einen Theil des in der unteren Hälfte zu Stande kommenden Kraftzuwachses äquilibriren, oder diesen derartig überwiegen, dass sich die der oberen antagonistischen Gelenkhälfte entgegenstehende Expansionskraft thatsächlich vermindert. In letzterem Falle erfolgt natürlich unbedingt eine Senkung des Hauptblattstieles, aber auch im ersten Falle, da ja die obere Gelenkhälfte an Expansionskraft zunimmt, dann, wenn sich das Verhältniss der antagonistisch thätigen Kräfte zu Gunsten der oberen Gelenkhälfte ändert. Nimmt aber, wie es bei plötzlicher Verdunklung der Fall ist, die Expansionskraft in den Gelenken des Hauptblattstieles schnell ansehnlich zu, während sich die secundären Blattstiele in der gleichen Zeit nur wenig nach vorn bewegen, so kommt Hebung der primären Blattstiele zu Stande, weil die Expansionskraft in der unteren Gelenkhälfte schneller anwächst als in der oberen Hälfte.

Die Richtigkeit des bezüglich der Entstehung der abendlichen Senkung des Hauptblattstieles Gesagten ist in einfacher und schlagender Weise zu erweisen, indem man die secundären Blattstiele an ihren abendlichen Bewegungen hindert. Geschieht dieses nachdem der Haupt-

blattstiel bereits die gewöhnlichen täglichen periodischen Bewegungen ausführte, so ist die Nachwirkung dieser zu beachten, welche aber wegfällt, wenn der primäre Blattstiel sich zuvor nicht bewegen konnte.

Um die periodischen Bewegungen der secundären Blattstiele zu verhindern, kann man jene in einer ihrer Nachtstellung entsprechenden Lage zusammenbinden, was ich jedoch selten anwandte, weil dadurch die Entfaltung der Blättchen theilweise gehemmt wird. Meist benutzte ich in Form eines T oder seltener eines Y gebogene Drahtstücke deren einer Arm an den primären Blattstiel befestigt wurde, während die beiden anderen Arme zum Festhalten der secundären Blattstiele dienten, indem diese an verschiedenen Stellen mit feinem Zwirn festgebunden wurden. Werden die Drahtarme auf der Unterseite der Blattstiele befestigt, so sind die Blättchen nicht an ihrer freien Bewegung gehemmt, die geringe Gewichtsvermehrung — meine Drahtstücke wogen 0,06 bis 0,08 Grm. — ist aber, wie leicht einzusehen, ohne jede Bedeutung. Diese Bandagirung wurde aus naheliegenden Gründen stets nur an vollkommen entwickelten Blättern vorgenommen, sowohl solchen, welche die gewöhnlichen täglichen periodischen Bewegungen schon ausgeführt hatten, als auch anderen deren Hauptblattstiel während der Entfaltung des Blattes festgehalten worden war. Dieses Festhalten muss jedenfalls geschehen ehe die secundären Blattstiele periodische Bewegungen ausführen und ist durch eine geeignete Stellage oder ein stumpfwinklig gebogenes Drahtstück, dessen einer Arm an den Stengel gebunden wird, leicht so auszuführen, dass der Blattstiel nicht in seinem Längenwachsthum gehemmt wird. — Eine Entfernung der secundären Blattstiele ist nicht zulässig, weil dadurch der primäre Blattstiel in einigen Tagen bewegungslos wird.

Zu dem auf Taf. III dargestellten Versuche diente ein kräftiges, mit einem Fiederpaar versehenes und frei entwickeltes Blatt, dessen primärer Blattstiel einige Tage lang auf seine periodischen Bewegungen angesehen wurde, die stets in wesentlich gleicher Weise wie am 10. Juli vor sich gingen. Nachdem dann am 11. Juli die secundären Blattstiele um 6 Uhr Morgens mit Hülfe eines T förmigen Drahtstückes festgebunden waren, wurden die Bewegungen des Hauptblattstieles unter diesen Verhältnissen bis zum 24. Juli (incl.) verfolgt. Zwischen 11 Nachts und 6 Vormittags geschahen keine Beobachtungen, da die in dieser Zeit vor sich gehenden Bewegungen für unseren speciellen Zweck ohne Bedeutung sind.

Die graphische Darstellung zeigt deutlich wie die abendliche Senkung im Allgemeinen allmählich verschwindet, jedoch nach der Bandagirung noch 8 Tage lang zu erkennen ist: ja in anderen Versuchen konnte man

diese Senkung noch nach 12 und 14 Tagen bemerken. Die am 13. Juli wieder stärkere Senkung thut unserem Versuche in keiner Weise Abbruch, da verschiedene äussere Verhältnisse, wie z. B. die langsamere oder schnellere Verdunklung auf die Grösse der Senkung influiren müssen.

Am 23. und 24. Juni ist eine abendliche Senkung nicht mehr zu bemerken und der Gang der täglichen periodischen Bewegung ein gleicher geworden wie der mancher Blätter anderer Pflanzen, welche auf Verdunklung mit Hebung des Blattstieles antworten. Das schnelle Fallen der Blattstiele am Morgen bis etwa 8 oder 10 Uhr ist auch jetzt noch zu bemerken, dann halten sich die Blattstiele, ähnlich wie zuvor, in den Mittagsstunden mit mässigen Oscillationen auf einer mittleren Höhe (23/7.) und beginnen um 3 oder 4 Uhr Nachmittags zu steigen oder fangen wohl auch gleich nach maximaler Senkung am Morgen an sich anfangs langsamer, später schneller zu erheben (24/7.). Durch Helligkeitsschwankungen hervorgerufene paratonische Bewegungen und die, wenn auch nicht gerade ansehnlichen autonomen Bewegungen[1], sind die wesentlichsten Ursachen der in den Mittagsstunden vollzogenen Schwankungen, welche nach Ausgiebigkeit jener Bewegungen variiren, bei unseren, in Intervallen von 1 oder 2 Stunden vorgenommenen Ablesungen aber auch nicht vollkommen hervortreten werden. Die abendliche Senkung war in diesem, wie auch in anderen, in gleicher Weise angestellten 6 Versuchen in jedem Falle verschwunden und um 5 Uhr Nachmittags hatte stets die Steigung begonnen. Ebenso verhielten sich auch die Blattstiele, welche während der Entwicklung der secundären Blattstiele und Blättchen festgehalten und erst nach Bandagirung der secundären Blattstiele losgemacht waren. Diese führten also von Anfang an die allein vom Beleuchtungswechsel abhängige tägliche periodische Bewegung aus.

Die abendliche Senkung der Hauptblattstiele wird mit sich verringernder Amplitude, jedoch ohne wesentliche Verschiebung des Minimums, noch einige Zeit fortgesetzt, nachdem die hervorrufende Ursache zu wirken aufhörte. Diese Nachwirkung ist also, wie sich hier in überzeugendster Weise ergibt, nicht etwa durch den Vorgang des Helligkeitswechsels als solchen, sondern ausschliesslich durch die thatsächlich ausgeführten periodischen Bewegungen bedingt, welche in unserem Falle die Resultirende von Componenten ist. Die Fortdauer der täglichen periodischen Bewegungen nach Festbinden der secundären Blatt-

1) Vgl. Millardet, l. c., p. 30. Die Oscillationen dritter Ordnung sind die autonomen Bewegungen.

stiele beweist aber auch ohne weiteres, dass eine jede, also auch eine nur einmal hervorgerufene abendliche Senkung, eine Nachwirkungsbewegung zur Folge haben muss und durch Zusammengreifen dieser Nachwirkungen und neuer gleichsinniger Wirkungen kommt die Tagesperiode der Hauptblattstiele zu Stande, wie dieses der auf Taf. III dargestellte, mit dem 25. Juli beginnende Versuch zeigt, der mit demselben Objekte fortgeführt ist, auf das sich die vorhergehenden Curven beziehen. Durch Losbinden der secundären Blattstiele um 6 Uhr Morgens am 25. Juli, wurde jenen die abendliche Bewegung wiedergegeben und als Folge dieser bemerken wir schon am Abend desselben Tages eine ansehnliche Senkung, welche zeitlich mit der normalen täglichen periodischen Bewegung des Hauptblattstieles unserer Pflanze übereinstimmt. An jedem folgenden Tage senkt sich dann der Blattstiel tiefer als an dem vorhergehenden, bis am 29. Juli die durch Accumulation acquirirte Tagesperiode erreicht war und in den folgenden Tagen, natürlich abgesehen von kleinen, durch anderweitige Verhältnisse bedingten Oscillationen, das gleiche Maass der Senkung eingehalten wurde [1]). Zu demselben Resultate führten auch weitere 9 Versuche, welche theilweise mit Blättern angestellt wurden, deren Hauptblattstiel durch Festhalten der secundären Blattstiele die normale Tagesperiode verloren hatte, theilweise mit solchen, deren primärer Blattstiel während der Entwicklung des Blattes an seinen Bewegungen gehindert war und vor Beginn des Versuches nur die ausschliesslich durch den täglichen Beleuchtungswechsel bedingten täglichen Bewegungen vollzogen hatte. In diesen, übrigens nicht an denselben Tagen angestellten Experimenten, war die volle Grösse der abendlichen Senkung des Hauptblattstieles nach 4 bis 8 Tagen erzielt.

Nachdem nun der schlagende Beweis geliefert, dass der Bewegungsgang der secundären Blattstiele die abendliche Senkung der primären Blattstiele bedingt, wollen wir einen Blick auf die Grösse der Kraft werfen, welche hierbei comprimirend auf die untere Hälfte des Hauptblattstielgelenkes wirkt. Hierzu muss man zunächst das statische Moment der Fiederstrahlen bezüglich ihres im Gelenk des secundären Blattstieles liegenden Drehpunktes kennen, was empirisch in einer im nächstfolgenden Kapitel auseinanderzusetzenden Weise leicht zu erreichen ist. Hier sei nur bemerkt, dass der Schwerpunkt, dessen Abstand vom

---

1) Dass jetzt die mittlere Stellung der Blattstiele in den Mittagsstunden etwas tiefer liegt als zu Beginn des Versuches ist Folge davon, dass sich der Blattstiel mit dem Alter senkt.

Drehpunkt mit dem Gewicht des Fiederstrahles multiplicirt ja das fragliche statische Moment dieses ergibt, nahe an der Mitte des secundären Blattstieles, jedoch dem Gelenke dieses etwas genähert, zu liegen kommt. Die Entfernung des Schwerpunktes vom Gelenke = 100 gesetzt, wurde die Distanz jenes vom oberen Ende des secundären Blattstieles bei verschiedenen Bestimmungen zwischen 105 und 111 gefunden. Uebrigens wird die Lage des Schwerpunktes durch die tägliche Bewegung der Blättchen etwas geändert, wovon wir jedoch zunächst absehen wollen.

Das statische Moment der Fiederstrahlen, welches sich nach Länge und Gewicht dieser innerhalb ziemlich weiter Grenzen bewegt, wurde bei den von mir benutzten Blättern bezüglich des Gelenkes des secundären Blattstieles zwischen 2,2 und 9,5 Grm. für einen einzelnen Fiederstrahl gefunden. Das statische Moment eines Paares sehr kräftiger Fiederstrahlen würde demnach 19 Grm. ausmachen und höher stellte es sich auch an den Versuchsobjekten, welche zwei Paare secundärer Blattstiele besassen, nicht für die 4 Fiederstrahlen heraus, welche in diesem Falle verhältnissmässig weniger kräftig entwickelt waren. Bei den meisten Versuchsobjekten dürfte die Summe der statischen Momente aller Fiederstrahlen eines Blattes zwischen 6 und 10 Grm. gelegen haben.

Um die soeben bezeichnete Grösse vermehrt sich das statische Moment für den Drehpunkt des primären Blattstieles, wenn die zuvor senkrecht gegen diesen gestellten secundären Blattstiele sich in die Nachtstellung begeben. Denn sei l die Länge des Hauptblattstieles, l' die Entfernung des Schwerpunktes eines Fiederstrahles von dem Gelenk des secundären Blattstieles und G das Gewicht des Fiederstrahles, so ist bei senkrechter Stellung desselben gegen den Hauptblattstiel das mechanische Moment für den Drehpunkt dieses $l\,G$ und nach Erreichung der Nachtstellung $(l+l')\,G$; also um $l'\,G$ vermehrt worden. Diese Zunahme ist natürlich geringer, wenn jeder Blattstiel zur Erreichung der parallelen Stellung sich um weniger als 90 Grad, und grösser wenn er sich um mehr als 90 Grad bewegen muss. Ist der Hauptblattstiel nicht horizontal gerichtet, so ist das statische Moment für dessen Drehpunkt durch die auf der Richtung der angreifenden, in unserem Falle vertical abwärts gerichteten Kraft (K) Senkrechte bestimmt, also $K\,l \sin w$, wo w den Winkel bezeichnet, welchen der Blattstiel mit der Verticalen bildet. Demgemäss nimmt bei Senkung eines aufrecht abstehenden Hauptblattstieles bis zur horizontalen Stellung für dessen Drehpunkt das mechanische Moment zu und wenn gleichzeitig die secundären Blattstiele die abendliche Bewegung ausführen, so ist der Zuwachs des fraglichen statischen

Momentes grösser, als es die Lagenänderung der secundären Blattstiele für sich allein bedingt: umgekehrt verhält es sich natürlich aber bei Senkungen des Blattstieles unterhalb der Horizontalen.

Um sich die Compression der unteren Gelenkhälfte durch die am primären Blattstiel wirkende Kraft klar zu machen, kann man diesen als den einen Arm eines Winkelhebels betrachten, dessen anderer Arm jeder Querschnitt der unteren Gelenkhälfte ist und dessen Drehpunkt in der neutralen Achse des Gelenkes liegt[1]). Dieses vorausgeschickt wollen wir nun, um eine Vorstellung von der Grösse des gegen die untere Gelenkhälfte wirkenden Druckes zu bekommen, einen concreten Fall betrachten und hier ein sehr kräftiges Blatt mit einem Paar Fiederstrahlen zu Grunde legen. Einer dieser Fiederstrahlen besass bei einem Gewicht von 0,24 Grm. eine Länge von 83 Millim. und da der Schwerpunkt nach empirischer Bestimmung 40 Millim. vom Gelenk des secundären Blattstiels entfernt zu liegen kam, so ist bezüglich dieses Gelenkes das statische Moment des Fiederstrahles (0,24. 40) 9,6 Grm. Das mechanische Moment des anderen, 2,2 Grm. wiegenden Fiederstrahles wurde zu 8,8 Grm. gefunden, die Summe beider ergibt sich also zu 18,4 Grm. Der primäre Blattstiel war 60 Millim. lang und da das Gewicht der Fiederstrahlen, bei rechtwinkliger Stellung dieser, im Endpunkt des Hauptblattstieles vereint angenommen werden kann, so ergibt sich in diesem Falle ein statisches Moment von 0,46. 60 = 27,6 Grm., bei der nächtlichen Stellung der secundären Blattstiele wird aber das mechanische Moment um 18,4 Grm. vermehrt werden. Unsere Betrachtungen nahmen eine horizontale Stellung des primären Blattstieles an, wenn solche aber nicht zutrifft, wird das mechanische Moment verringert und z. B. statt 27,6 Grm. nur 17,7 Grm. betragen, wenn der Blattstiel einen Winkel von 40 Grad mit der Verticalen bildet. — Für ein wenig kräftiges Blatt wurde das statische Moment in gleicher Weise zu 10,3 Grm. gefunden während die secundären Blattstiele senkrecht auf dem Hauptblattstiel standen und vermehrte sich durch den Uebergang jener in die Nachtstellung um 4,8 Grm.

Das statische Moment bezüglich des Gelenkes der Fiederstrahlen ändert sich etwas mit der Lage der Blättchen, welche bekanntlich in ausgebreiteter Tagstellung ungefähr senkrecht gegen den Blattstiel gerichtet sind, während sie in der Nachtstellung einen nach der Spitze des Blattstieles geöffneten Winkel von 20 bis 40 Grad bilden[2]), wodurch ihr Schwerpunkt nach vorn verlegt und das fragliche statische Moment

1) Näheres hierüber im nächstfolgenden Kapitel.

2) Siehe Fig. 4 p. 48.

vermehrt wird. Wären die Blättchen in der Nachtstellung dem Blattstiel parallel gerichtet, würde das Gewicht jedes Blättchens 0,006 Grm., die Länge 14 Millim. und die Zahl der Blattpaare 35 sein, so wäre. den Schwerpunkt der Blättchen 6 Millim. von ihrer Basis angenommen, die Vermehrung des statischen Momentes für den Drehpunkt des secundären Blattstiels 2,52 Grm. (0,006. 6. 70), ein Zuwachs der selbst bei sehr kräftigen Blättern wohl nicht überschritten oder gar nicht erreicht wird, da sich thatsächlich einige Verhältnisse minder günstig gestalten, als sie unserer Rechnung zu Grunde gelegt sind. Befinden sich die secundären Blattstiele in einer der Nachtstellung entsprechenden Lage, so hat das Zusammenlegen der Blättchen immerhin eine gewisse Vermehrung des statischen Momentes für den Drehpunkt des Hauptblattstieles zur Folge, wodurch die Bewegungen dieses etwas beeinflusst werden können. Da solches, wie leicht einzusehen, wegfällt, wenn die secundären Blattstiele senkrecht gegen den primären Blattstiel gerichtet sind, so hielt ich jene bei den vorhin mitgetheilten Versuchen gewöhnlich in dieser, seltner in einer gegeneinander geneigten Lage fest.

Beachtet man, dass die tägliche abendliche Senkung der primären Blattstiele durch Accumulation zu Stande kommt, so ist es selbstverständlich, dass durch Anhängen von Gewichten an den Blattstiel eine verhältnissmässig geringe Senkung hervorgebracht wird. In einem Versuche wurde am Ende des Hauptblattstieles eines kräftigen Blattes eine leichte, aus Papier gefertigte Wagschaale angehängt und diese mit 0,2 und dann mit 0,5 Grm. beschwert, die, unter Berücksichtigung des Neigungswinkels des Blattstieles, für den Drehpunkt dieses ein statisches Moment von 11 resp. 27,5 Grm. repräsentirten und eine Senkung des Blattstieles um 7 resp. 17 Grad herbeiführten.

Führte ein primärer Blattstiel, weil seine Fiederstrahlen festgehalten wurden, keine abendliche Senkung aus, so kann diese, wenn jene losgebunden werden, am ersten Abend nicht so weit gehen, als der Vermehrung des durch die Bewegung der secundären Blattstiele hervorgebrachten statischen Momentes entspricht. Denn während sich die Fiederstrahlen einander nähern, nimmt gleichzeitig die Expansion in den Gelenkhälften und zwar in der unteren relativ schneller zu. Weiterhin freilich gestalten sich die Verhältnisse in Folge der Nachwirkung in anderer Weise, wie dieses auch noch im folgenden Kapitel gezeigt werden wird. Die Grösse der bei der täglichen periodischen Bewegung des Hauptblattstieles endlich erreicht werdenden Senkung ist natürlich doch von der Vermehrung der Druckkraft am Abend abhängig, denn jene Senkung ist Resultirende aus vermehrter Compression

der unteren Gelenkhälfte, paratonischer Wirkung des Lichtes und den Nachwirkungsbewegungen; diese letzteren selbst sind aber wieder durch die vorausgegangenen Senkungen bestimmt. Jede vermehrte Compression der unteren Hälfte des Hauptgelenkes hat demnach schon am ersten Tage eine gewisse Zunahme der abendlichen Senkung zur Folge und wenn jene weiterhin constant wiederkehrt, stellt sich endlich ein Gleichgewichtszustand her. Wenn also durch irgend eine Ursache die Bewegungsamplitude der Fiederstrahlen vermehrt wird, so werden auch die primären Blattstiele Abends weiter herabsteigen und umgekehrt sich weniger tief senken, wenn sich die Bewegungsamplitude der Fiederstrahlen vermindert. Aus diesem Grunde vermehrt sich die abendliche Senkung des Hauptblattstieles wenn ein zuvor dem Fenster zugewandtes Blatt von diesem abgewandt gestellt wird, indem nun die hintere Seitenhälfte der Fiederstrahlgelenke relativ stärker erleuchtet wird und dadurch die Bewegungsamplitude der secundären Blattstiele eine Steigerung erfährt. Bei Experimenten muss deshalb die Stellung des Blattes gegen das Fenster nothwendigerweise unverändert bleiben.

Schon vorhin ist erwähnt, dass plötzliche Verdunklung eine Hebung des Hauptblattstieles hervorruft, weil in diesem Falle die Bewegung der secundären Blattstiele nur langsam fortschreitet, die Expansion in dem Hauptgelenke aber schnell anwächst. Selbst ein sehr mässiger Lichtabfall führt zu gleichem Resultate und erst bei sehr allmählicher Verdunklung wird die in Folge von Helligkeitsabnahme angestrebte Hebung durch den sich vermehrenden Druck überwogen, welcher durch die Bewegung der Fiederstrahlen hervorgebracht wird. Uebrigens darf nicht vergessen werden, dass auch die täglichen periodischen Bewegungen der secundären Blattstiele durch Accumulation zu Stande kommen.

Wie zu erwarten war, fällt der Wendepunkt der abendlichen Senkung der Hauptblattstiele nahezu mit Erreichung der maximalen Nachtstellung der Fiederstrahlen zusammen, welche zwischen 12 und 3 Nachts wieder auseinanderzuweichen beginnen und hiermit die Hebung des Hauptblattstieles begünstigen müssen. In wie weit hierdurch die Tagesperiode beeinflusst wird, hatte ich kein Interesse zu untersuchen, da die primären Blattstiele in jedem Falle bis gegen Sonnenaufgang steigen um dann ihre Senkung zu beginnen.

Nachdem die ziemlich schnelle Senkung des Hauptblattstieles Morgens zwischen 8 und 11 Uhr vollendet ist und ehe das abendliche Herabsteigen jenes zwischen 2 und 4 Uhr Nachmittags entschieden beginnt, werden Bewegungen kleinerer Amplitude ausgeführt, welche eine vollkommen be-

stimmte Regelmässigkeit nicht erkennen lassen. (Vgl. Taf. III, namentlich aber Millardet l. c. Taf. I u. II.) Offenbar spielen hier die thatsächlich in geringem Grade vorhandenen autonomen Bewegungen eine Rolle und ausserdem machen sich unbedingt paratonische Wirkungen geltend, welche mit jedem Tage anders ausfallen können. Abgesehen von diesen könnte ein untergeordnetes Maximum dadurch zu Stande kommen, dass die Hebung der Hauptblattstiele früher am Tage ihren Anfang nimmt, ehe die secundären Blattstiele beginnen sich gegenseitig zu nähern und hierdurch Senkung hervorzurufen. Ob etwas derartiges zutrifft, kann ich nach den Versuchen, in denen die secundären Blattstiele festgehalten waren, nicht beurtheilen. Die secundären Maxima, welche nach Millardet[1]) 10 Uhr Morgens und zwischen 3 und 5 Uhr Nachmittags zu liegen kommen, sind nach der von diesem Forscher gelieferten graphischen Darstellung (Taf. I u. II) an sich schon sehr unbestimmt und jedenfalls trifft Millardet's Versuch, jene in Zusammenhang mit dem vermehrten Saftzufluss am Morgen und der Erreichung des Temperaturmaximums am Nachmittag in Zusammenhang zu bringen, nicht das Richtige[2]). Wenn thatsächlich für die untergeordneten Maxima und Minima eine gewisse Regelmässigkeit existirt, so wird die Ursache in autonomen Bewegungen, Nachwirkungsbewegungen und dem specifischen Bewegungsmodus der primären und secundären Blattstiele, resp. in Combinationen dieser Bewegungsvorgänge zu suchen sein. Geringe, allmähliche Wärmeschwankungen, wie sie bei Versuchen leicht herzustellen sind, werden sich in den periodischen Bewegungen von Mimosa nicht in merklicher Weise geltend machen.

Ein anderer Fall, wo in so auffallender Weise wie bei Mimosa pudica, die periodischen Bewegungen durch Aenderung der Stellung des Blattes, oder von Theilen dieses, beeinflusst würden, ist mir nicht bekannt, doch habe ich auch nicht nach weiteren derartigen Beispielen gesucht. Jede Lagenänderung von Blättern oder Blatttheilen wird, sofern sich damit der Druck gegen Gelenkpartien oder überhaupt gegen die Bewegungszone ändert, auf die Blattbewegung in etwas influiren, wenn auch thatsächlich die angestrebten Bewegungen ausgeführt werden. So vermindert sich z. B. mit der Senkung eines einfachen Bohnenblattes, bezüglich des Drehpunktes dieses, das statische Moment, ebenso aber auch für das Gelenk des Blattstieles, dessen abendliche Hebung hierdurch in etwas unterstützt wird.

1) Nouvelles recherches etc. 1869, p. 29.
2) L. c., p. 38.

IV. Mechanik der täglichen Bewegungen.

Bei der speciellen Betrachtung der Mechanik der durch Lichtwechsel hervorgerufenen Receptionsbewegungen musste bereits vielfach auf die täglichen periodischen Bewegungen Rücksicht genommen werden, welche wir nun, nachdem wir ihre Entstehung kennen lernten, näher ins Auge zu fassen haben. Bei den durch Gelenke vermittelten periodischen Bewegungen verkürzt sich bekanntlich die eine antagonistische Hälfte, während sich die andere verlängert, obgleich durch die paratonische Wirkung des Lichtes in beiden gleichsinnige Bestrebungen hervorgerufen werden. Diese Verlängerungen und Verkürzungen werden bei den Nachwirkungsbewegungen in ungefähr gleichem Tempo wie unter dem Einfluss des täglichen Beleuchtungswechsels fortgesetzt, welchem die täglichen periodischen Bewegungen ja ihre Entstehung verdanken. Entweder müssen nun die Nachwirkungsbewegungen hervorgebracht werden, indem auf jede Steigerung der Expansionskraft in einer antagonistischen Gelenkhälfte keine Abnahme erfolgt, die Ausdehnungskraft während der Fortdauer der Bewegungen also wächst, oder indem immer die eine Hälfte an Expansionskraft verliert, während die andere daran gewinnt. Das letztere ist thatsächlich der Fall, wie das Verhalten von Gelenken ergibt, deren eine Hälfte entfernt wurde und wie ausserdem aus der Constanz der Biegungsfestigkeit während der Nachwirkungsbewegungen gefolgert werden kann.

Jede Gelenkhälfte setzt also mit nachlassender Amplitude Verlängerung und Verkürzung fort, auch wenn sie in Freiheit gesetzt, d. h. nach Entfernung der antagonistischen Hälfte, nicht mehr gezwungen ist passive Bewegungen auszuführen, ein Vorgang den man bildlich der Fortdauer der an einer Sprungfeder oder einem Kautschukstreifen hervorgerufenen longitudinalen Schwingungen vergleichen kann. Der Verlängerung oder Verkürzung entspricht selbstverständlich Vermehrung oder Verminderung der in den Gelenkhälften entwickelten Expansionskraft und eine Abnahme dieser in einer isolirten Gelenkhälfte ist Folge des gleichsinnigen Vorganges in dem unverletzten Gelenke. Nun vermindert sich bei den Nachwirkungsbewegungen z. B. Abends die Ausdehnungskraft der normalerweise am Abend im unverletzten Gelenk comprimirt werdenden Wulsthälfte, auch dann, wenn diese frei ihrem Streben folgen kann und daraus geht hervor, dass als Differenz der Compression und der durch Lichtabnahme hervorgerufenen Expansion im intacten Gelenke eine verminderte Expansionskraft dieser Wulst-

hälfte übrig bleibt, dass sich aber diese Resultirende in den Nachwirkungsbewegungen fortsetzt, wie in noch schönerer Weise auch Mimosa pudica ergibt, welche wir bald betrachten werden. Für die Nachwirkungen der periodischen Nutationsbewegungen gilt wesentlich dasselbe wie für die Variationsbewegungen, wenn man nur beachtet, dass wo bei diesen vorübergehende Expansion eintritt, bei jenen dauernde Verlängerung erzielt wird.

Auf Taf. IV *B* ist das Resultat zweier Versuche mit Phaseolus vulgaris graphisch dargestellt, in denen das einemal (Curve 1) die obere, das anderemal (Curve 2) die untere Gelenkhälfte entfernt worden war und zwar an Blattgelenken der zuerst erscheinenden einfachen Blätter, deren Blattstiel natürlich vollkommen an Bewegungen gehindert war. In beiden Fällen wurden die seit Abend in einem dunklen Raume befindlichen Pflanzen Morgens 6 Uhr bei möglichst geringer Beleuchtung schnell operirt und weiterhin durch einen Papprecipienten verdunkelt gehalten, welcher über die die ganze Zusammenstellung bedeckende Glasglocke gestülpt wurde. Im Uebrigen geschah die Ausführung der Versuche mit Hülfe des Hebeldynamometer in der Seite 9 beschriebenen Weise. Die Temperatur schwankte, wie die Erklärung der Tafeln zeigt, während der Dauer der Versuche in nur sehr geringem Grade. Die graphische Darstellung ist so ausgeführt, dass Zunahme der Expansionskraft durch Steigen, Abnahme dieser durch Fallen der Curven angezeigt wird, und zwar entspricht jede Seite eines Coordinatenquadrates einer Ablesung von $^3/_{10}$ Grad am Hebeldynamometer.

Die Expansionsänderungen sind bei unserer Versuchsanstellung nur solche, welche bei Ausschluss des Lichtes zu Stande kommen und wickeln sich, wie die Curven zeigen, in den beiden antagonistischen Gelenkhälften in gerade entgegengesetzter Weise ab; wenn die Expansion in der einen Gelenkhälfte wächst, nimmt sie in der anderen ab und umgekehrt, und dabei befolgen diese Expansionsänderungen wesentlich denselben Gang wie Verlängerung und Verkürzung in den entsprechenden Hälften unverletzter Gelenke. In diesen ist die untere Hälfte bei maximaler Nachtstellung der Blätter (im Juli zwischen 9 und 11 Uhr Nachts) am stärksten verkürzt und verlängert sich bis zur grössten Hebung der Blätter, welche im Juli zwischen 7 und 11 Morgens erreicht wird, um dann wieder allmählich abzunehmen. Zu ziemlich denselben Zeiten treffen aber auch in unserem Versuche geringste und grösste Expansion der Nachwirkungsbewegungen in der unteren Gelenkhälfte ein, nachdem die antagonistische Hälfte entfernt war (Curve 1).

Für die obere Gelenkhälfte ist durch die auf die antagonistische

Partie bezüglichen Angaben die grösste Verlängerung und Verkürzung während der täglichen periodischen Bewegung des unverletzten Gelenkes gleichfalls bestimmt und diesen Extremen ungefähr entsprechend liegen in der graphischen Darstellung unseres Versuches (Curve 2) Maximum und Minimum für die ohne antagonistischen Zwang sich im Dunklen fortbewegende obere Wulsthälfte. Bei diesen Versuchen darf übrigens nicht vergessen werden, dass bei Aufenthalt im Dunklen, auch an unverletzten Gelenken, kleine Verschiebungen der Wendepunkte der periodischen Bewegungen stattfinden können. Bei den auf Taf. IV *B* dargestellten Versuchen fallen übrigens Maxima und Minima am ersten und an den folgenden Tagen auf ziemlich gleiche Stunden.

Die kleinen Zacken der Curven (Taf. IV *B*) sind durch autonome Bewegungen bedingt, welche, wie namentlich aus der Biegungsfestigkeit der Gelenke hervorgeht, wie die Nachwirkungsbewegungen durch gleichzeitige Zunahme der Expansion in der einen und Abnahme dieser in der anderen Gelenkhälfte zu Stande kommen. Uebrigens sind in den dargestellten Versuchen diese autonomen Bewegungen gering, indem dieselben in anderen Fällen mehr als doppelt so grosse Amplitude erreichten. Dagegen haben nur sehr wenige von ziemlich zahlreichen Experimenten die Nachwirkungsbewegungen der Tagesperiode so vollkommen und ungestört ergeben, wie die Versuche welche unserer graphischen Darstellung zu Grunde liegen, mit der übrigens die erhaltenen Resultate auch im ungünstigsten Falle noch gut in Einklang zu bringen sind. Man kann sich über ein solches Ergebniss aber durchaus nicht wundern, da mit der Verletzung der Gelenke mancherlei Ursachen zu Unregelmässigkeiten, welche ich hier nicht erörtern will, gegeben sind und da ferner in dem stehen gebliebenen Gelenkgewebe bei Lichtausschluss öfters baldiges Absterben eintrat.

Von Bedeutung ist für uns das Verhalten operirter Gelenke von Mimosa pudica. Auf Taf. IV *A*[1]) stellt die Curve 2 das Resultat eines Versuches dar, in welchem die obere Hälfte des Hauptgelenkes Abends entfernt und gleichzeitig die Bewegung der secundären Blattstiele, durch Festbinden in einer zum Hauptblattstiel senkrechten Stellung, gehindert wurde. Die bis dahin dem Tageslicht ausgesetzte Pflanze wurde dann nach der Operation weiterhin verdunkelt gehalten und am folgenden Morgen (8 Uhr) der Anfang mit den Beobachtungen gemacht. Die graphische Darstellung zeigt sogleich, wie der Hauptblattstiel an dem

1) Die in den 3 Curven dargestellten Versuche mit Mimosa pudica sind mit Hülfe des Hebeldynamometers ausgeführt. Auch hier entspricht eine Seite eines Coordinatenquadrates einer Ablesung von $^3/_{10}$ Grad am Hebeldynamometer.

ersten und an den folgenden Tagen seine tiefste Stellung zwischen 8 und 9 Uhr Abends erreicht und wie überhaupt die Nachwirkungsbewegungen der von ihrem Gegenpart befreiten unteren Gelenkhälfte mit den täglichen periodischen Bewegungen der unverletzten Gelenke wesentlich übereinstimmen. Da nun, wie ich nachwiess, diese tägliche periodische Bewegung, speciell die abendliche Senkung, nicht allein von dem durch Beleuchtungswechsel hervorgerufenen Expansionsstreben abhängt, sondern Resultirende aus diesem und der durch die Bewegung der secundären Blattstiele bedingten Compression der unteren Gelenkhälfte ist, so tritt hier in klarster Weise hervor, dass nur die thatsächlich ausgeführten Bewegungen, resp. die hiermit zusammenhängenden Expansionsverhältnisse massgebend für die Nachwirkungsbewegungen sind. Uebrigens zeigen operirte Bohnengelenke gleichfalls, dass nicht der Beleuchtungswechsel als solcher, sondern die thatsächlich ausgeführten Bewegungen die Nachwirkungsbewegungen bestimmen, denn diese halten in beiden Gelenkhälften einen gerade entgegengesetzten Gang ein, während Helligkeitswechsel gleichsinnige Expansionsänderung in den antagonistischen Gelenkhälften hervorruft.

Werden die operirten Gelenke nicht im Dunklen gehalten, so bestimmt nicht mehr allein die Nachwirkung der Tagesperiode, sondern die Resultirende aus dieser und der durch den täglichen Beleuchtungswechsel hervorgerufenen paratonischen Wirkung die Expansionsänderung im Gelenke. Die Curve 1 (Taf. IV *A*) veranschaulicht einen Versuch mit Mimosa pudica, in welchem, wie in dem vorhin beschriebenen Experimente, die obere Gelenkhälfte am Abend entfernt und gleichzeitig die secundären Blattstiele an ihrer Bewegung gehindert wurden. Am ersten Beobachtungstage blieb die Pflanze am Tageslicht (durch den stärker ausgezogenen Theil der Curve angegeben) und unter dem Einflusse der paratonischen Wirkung der Helligkeitsabnahme trat am Abend keine Senkung, sondern eine Hebung des Hauptblattstieles ein, als aber die Pflanze weiterhin dunkel gehalten wurde, ergab sich am Abend des folgenden Tages eine deutliche Senkung des Blattstiels, welche zwischen 8 und 10 Uhr ihr Maximum erreichte. Dieser Versuch ergibt, dass eine durch Helligkeitsabnahme hervorgerufene kräftige paratonische Wirkung die vermöge der Nachwirkung in der unteren Gelenkhälfte angestrebte Expansionsänderung überwiegt.

Wenn aber die secundären Blattstiele nicht festgehalten sind und also gegen Abend durch deren Bewegung eine mit dieser zunehmende Compression der unteren Gelenkhälfte als weiterer Faktor hinzutritt, so kommt als Resultirende dieses Faktors, der Nachwirkung und der

abendlichen paratonischen Wirkung in gewöhnlicher Weise Senkung des Hauptblattstieles zu Stande. Dieses zeigt Curve 3 (Taf. IV *A*), welche auf einem Versuch basirt, in dem Abends die obere Hälfte eines Hauptgelenkes weggeschnitten, die secundären Blattstiele aber nicht festgehalten und anderen Tages die am Tageslicht stehende Pflanze beobachtet wurde.

Natürlich kann auch bei anderen Pflanzen die in jeder einzelnen Gelenkhälfte fortdauernde Nachwirkung nur bei Gleichhaltung äusserer Verhältnisse verfolgt werden und es wird z. B. die untere Hälfte eines Bohnenblattgelenkes, je nach der Grösse einer am Abend eintretenden paratonischen Wirkung einerseits und der Nachwirkung anderseits, sowohl eine Hebung als auch eine Senkung ausführen können. Letztere, als Resultirende zweier Componenten, widerspricht aber natürlich nicht dem Faktum, dass bei Helligkeitsabnahme die Expansionskraft der unteren Gelenkhälfte zunimmt. Es ist dies wohl zu beachten, wenn Bohnen — oder entsprechend auch andere Pflanzen — nach Entfernung der oberen Gelenkhälfte am Tageslicht gehalten werden. Denn es ist dann möglich, dass auf jede während des Tages hervorgerufene Verdunklung eine Hebung des Blattes erfolgt, dieses sich aber am Abend senkt, um erst in der Nacht wieder mit Steigen zu beginnen, wie ich solches faktisch bei Aufenthalt der Versuchspflanzen in ziemlich stark diffusem Tageslicht beobachtete.

Es ist früher [1]) gezeigt worden, dass die im Dunklen fortgesetzten täglichen periodischen Nutationsbewegungen, in gleicher Weise wie unter dem Einfluss des täglichen Beleuchtungswechsels, durch abwechselnd beschleunigtes Wachsthum je einer antagonistischen Hälfte zu Stande kommen. Beachtet man dieses, sowie die Analogie der Nutations- und Variationsbewegungen, so kann es nicht fraglich bleiben, dass bei nutirenden Blattorganen jede antagonistische Hälfte nach Isolirung Beschleunigung und Verlangsamung des Wachsthums in demselben Tempo wie zuvor fortsetzt.

Auch aus dem Verhalten der Biegungsfestigkeit ist mit Sicherheit zu folgern, dass die Nachwirkungsbewegungen durch entgegengesetzte Expansionsänderung in den antagonistischen Gelenkhälften zu Stande kommen. Denn die Biegungsfestigkeit der Gelenke hält sich während der Nachwirkungsbewegungen auf gleicher Höhe, wenn auch die Kraft, mit der sich hierbei die Blätter auf- und abwärts bewegen, so ansehnlich ist, dass die Steifheit der Gelenke jedenfalls zunehmen müsste,

1) Diese Abhandlung p. 24.

wenn die Bewegungen fortwährend durch nicht wieder rückgängig werdende Expansionszunahme je einer antagonistischen Hälfte zu Stande kämen.

So wurde für das Gelenk eines einfachen Blattes von Phaseolus vulgaris die nach Brücke'scher Methode, bei aufrechter und umgekehrter Stellung der Pflanze bestimmte Winkeldifferenz, in hellem diffusem Tageslicht 18 bis 20 Grad, 12 Uhr Nachts aber in verschiedenen Versuchen zu 9 bis 10 Grad gefunden und auf dieser Höhe erhielt sich die Biegungsfestigkeit zu allen Tageszeiten, als die Pflanze weiterhin völlig dunkel gehalten wurde und hierbei Nachwirkungsbewegungen von zunächst ansehnlicher Amplitude ausführte. Zu gleichem Resultat führten andere Versuche mit den Blättern von Phaseolus und ebenso mit dem Hauptblatt von Hedysarum gyrans, bei welchem letzteren sich die fragliche Winkeldifferenz am Tageslicht $1^1/_2$ bis $2^1/_2$ mal so gross als in der Nacht ergab.

Bei Trifolium pratense bleibt die Biegungsfestigkeit während des Aufenthaltes im Dunklen gleichfalls constant. In einem Versuche ergab sich z. B. für ein Endblatt die Winkeldifferenz in hellem diffusem Tageslicht zu 22 bis 25 Grad, hielt sich aber im Dunklen während dreier Tage auf 10 bis 11 Grad. Auch die Blättchen von Oxalis Acetosella, für welche die Winkeldifferenz am Tage $1^1/_2$ bis $2^1/_2$ mal so gross als während der Nacht ausfällt, ergaben ein gleiches Resultat. Bei den eben genannten Pflanzen sind im Dunklen die Nachwirkungsbewegungen der Blätter durch die mit grosser Amplitude ausgeführten autonomen Bewegungen verdeckt, deren Bewegungsmechanik eben hiernach mit der der Nachwirkungsbewegungen übereinstimmt. Denn die Kraft, mit welcher die autonomen Bewegungen angestrebt werden, ist, wie noch gezeigt werden soll, so gross, dass die Biegungsfestigkeit der Gelenke in Folge der, mit einer Schwingungszeit von einigen Stunden sich wiederholenden autonomen Bewegungen, nothwendig zunehmen müsste, wenn jede Bewegung nur durch Zunahme der Expansionskraft in einer Gelenkhälfte, ohne gleichzeitige Abnahme der Ausdehnungskraft in der anderen Hälfte hervorgebracht würde, wenn also mit jeder Bewegung die Expansionskraft einer Gelenkhälfte einen dauernden Zuwachs erführe. Letzterem widerspricht ja auch, dass an einseitig operirten Bohnengelenken autonome Bewegungen direct nachzuweisen sind.

Die Zunahme der Biegungsfestigkeit am Abend, von Brücke[1] zuerst an den Hauptblattstielen von Mimosa pudica nachgewiesen, ist eine Folge der mit der Lichtentziehung vermehrten Expansionskraft

1) Müller's Archiv für Anatomie u. Physiologie 1848, p. 452.

und findet sich deshalb bei allen Bewegungsgelenken, natürlich in einem specifisch verschiedenem Grade, der aber für die Grösse der Bewegungsamplitude kein Maass ist, da ja diese durch das Verhältniss des Expansionszuwachses in den antagonistischen Hälften bedingt wird. Wenn Sachs [1]) für die Gelenke der Blattstiele von Phaseolus zu keinem bestimmten Resultate kam, so dürfte der Grund wohl in der zu geringen Winkeldifferenz und der hiermit zusammenhängenden Ungenauigkeit liegen. Als ich durch ein an den Blattstiel befestigtes Gewicht die Winkeldifferenz vergrösserte, fand ich diese an sehr hellem diffusen Tageslicht zu 12 bis 14 Grad und in der Nacht zu 9 bis 10 Grad. Für die Blättchengelenke von Trifolium pratense und Oxalis Acetosella hat auch Hofmeister [2]) die Zunahme der Biegungsfestigkeit in der Nacht festgestellt, doch dürften bei diesen Versuchen die Pflanzen wohl direct insolirt worden sein, da ich nur in diesem Falle eine so grosse Winkeldifferenz für die fraglichen Blätter finde, wie sie von dem genannten Forscher angegeben wird.

Die zuerst von Brücke zur Bestimmung der Biegungsfestigkeit angewandte Methode besteht bekanntlich in einer Bestimmung der Stellungsänderung, welche sich ergibt, wenn die horizontal gestellten Blätter 180 ° um ihre eigene Achse gedreht werden. Um diese Ausbiegung zu vermehren, befestigte ich in allen Fällen an den Blättern zugleich als Index dienende Drahtstücke so, dass diese die gerade Fortsetzung der Mittelrippe bildeten. Bei Trifolium pratense wogen z. B. diese Drahtstücke 0,06 bis 0,12 Grm. und hatten eine solche Länge, dass ihre Spitze 40 bis 60 Millim. von dem Blattgelenk entfernt war. Eine entsprechende Grösse mussten natürlich auch die zur Ablesung angewandten Gradbogen besitzen und ein nicht zu geringer Radius dieser ist auch für die Genauigkeit der Versuche wesentlich. Denn es gewinnen dadurch nicht nur die Ablesungen selbst an Genauigkeit, sondern auch der aus der Einkrümmung der Gelenke entspringende Fehler wird so weit vermindert, dass er füglich vernachlässigt werden kann. Bei der Ablesung muss immer der gleiche Modus eingehalten werden, da die Blätter nach vorgenommener Umkehrung stets einige Zeit zu sinken fortfahren, und weil dieses durch Belastung gesteigert wird, hat die durch Vergrösserung der Ausbiegung erreichbare Genauigkeit ihre Grenze. Man muss eben versuchen durch welche Belastung der grösste Vortheil erreicht wird, wenn aber dieser gehörig gewahrt wird, kann man darauf rechnen, dass aufeinanderfolgende Versuche ein um nicht

1) Botan. Zeitung 1857, p. 802.
2) Pflanzenzelle 1867, p. 329.

mehr als 1 Grad verschiedenes Resultat ergeben. Dieses Gleichbleiben der Biegungsfestigkeit, während die autonomen und Nachwirkungs-Bewegungen im Dunklen fortgesetzt werden, in welcher Stellung des Blattes auch die Bestimmung vorgenommen wird, zeigt, dass die Incurvation der Gelenke nicht wesentlich auf den Ausfall der Winkeldifferenz influirt. Um durch den Wasservorrath bedingte Turgescenzänderung der Gewebe möglichst zu vermeiden, benutzte ich in nicht zu kleine Töpfe eingesetzte Pflanzen, welche, während sie hellem diffusem Tageslicht ausgesetzt waren, unter einer Glasglocke gehalten wurden. Bei der Umkehrung der Pflanzen müssen stärkere Erschütterungen vermieden werden, weil hierdurch eine gewisse Erschlaffung der Gelenke herbeigeführt wird; zum Zwecke bequemer Umkehrung überbinde ich die Töpfe mit sogenanntem Gaz. Die Nothwendigkeit die Seitenblättchen bei Trifolium zu entfernen und andere zu ergreifende Massregeln brauchen, weil zu selbstverständlich, hier nicht hervorgehoben zu werden.

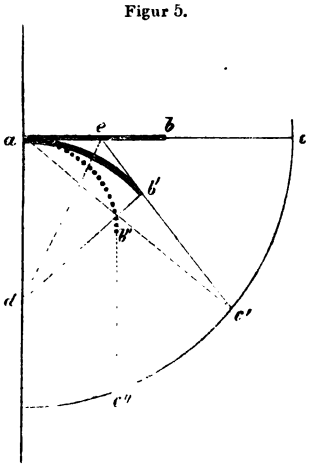
Es ist wichtig sich klar zn machen, dass die Biegungsfestigkeit der Gelenke schon mit jeder vermehrten Spannung der Gewebecomplexe gegeneinander und eben dieser Spannung halber zunimmt. Um dieses leicht einzusehen denke man sich an die Stelle des das Gefässbündel umgebenden Gewebecomplexes einen comprimirten Kautschukcylinder gesetzt, so muss, um die Spannungsintensität zu vermehren, an Stelle dieses entweder ein längerer und demgemäss stärker zu comprimirender Hohlcylinder aus demselben Material gebracht werden oder die Länge des einzufügenden Cylinders kann dieselbe wie zuvor sein, wenn dieser aus einem Material besteht, welchem ein höherer Elasticitätscoefficient zukommt. Man sieht nun ohne weiteres ein, dass der Elasticitätscoefficient für das Material eines solchen Cylinders proportional der angestrebten Verlängerung der an dessen Stelle successiv einzusetzenden Kautschukcylinder steigen muss, und dieses beachtet folgt, dass der Biegungspfeil dieser angestrebten Verlängerung umgekehrt proportional ist. Hierbei ist natürlich gleichbleibende Länge und unveränderter Querschnitt des Gelenkes vorausgesetzt.

Es würde vollkommen verfehlt sein, wenn man die für vollkommen elastische, homogene Körper geltende Schlüsse ohne weiteres auf die Schwellgewebe übertragen wollte, aber soviel geht aus der obigen Betrachtung mit Sicherheit hervor, dass die Biegungsfestigkeit der Gelenke mit zunehmender Expansion der Schwellgewebe wächst, gleichviel welche innere Ursachen der Expansionskraft der Gewebecomplexe zu Grunde liegen. Diese inneren Ursachen können also jedenfalls aus der Biegungsfestigkeit und deren Veränderung nicht erschlossen werden.

Unter Beachtung des Obigen sieht man leicht ein, dass das Verhalten der Biegungsfestigkeit bei nutirenden Objekten zu wesentlichen Schlüssen bezüglich der Wachsthumsvorgänge nicht verwendet werden kann und auch nur die Absicht auf gewisse Punkte aufmerksam zu machen, bestimmt mich bei diesem Gegenstand noch etwas zu verweilen. In so hohem Maasse wie in Gelenken kommen Spannungsänderungen in der Bewegungszone nutirender Blattorgane nicht vor, weil eben durch die Expansionszunahme Wachsthum der activen und passiven Gewebe bedingt ist. Geringe Zunahme der Gewebespannung in Folge des am Abend beschleunigten Wachsthums ist freilich zu erwarten, da ja an wachsenden Stengeln die Gewebespannung mit Zunahme des Wachsthums während der Nacht steigt. Aus diesem Grunde könnte die Biegungsfestigkeit bei einer abendlichen Nutationsbewegung etwas zunehmen, da sich aber gleichzeitig die Bewegungszone verlängert und der Biegungspfeil mit der Länge jedenfalls wächst (bei elastischen Körpern ist der Biegungspfeil der dritten Potenz der Länge proportional), so kann man nicht behaupten, dass nach Brücke'scher Methode die Biegungsfestigkeit in der Nachtstellung vergrössert gefunden werden muss.

Weiter ist zu beachten, dass wegen der grösseren Länge der Bewegungszone, die gewöhnliche Bestimmung der Biegungsfestigkeit kein für verschiedene Blattlagen vergleichbares Resultat ergibt. Wenn sich die Bewegungszone (ab Fig. 5) zu einem Kreisbogen von 90 Grad krümmt, so durchläuft die Spitze des Zeigers (bc) weniger als 90 Grad an einem Kreisbogen, dessen Mittelpunkt auf die Insertionsstelle der Bewegungszone eingestellt ist. Da nun bei Krümmung der Bewegungszone zu 360 Grad der Zeiger in seine Ausgangslage (bc) zurückgeführt wird, so sieht man sogleich ein, dass mit zunehmender Krümmung jener der Zeiger für denselben Krümmungszuwachs der Bewegungszone grössere Strecken auf dem Gradbogen durchläuft. Demgemäss wird eine Bestimmung der Biegungsfestigkeit bei einer der Linie ac entsprechenden Lage des Blattes eine geringere Winkeldifferenz als in der Lage ac' oder ac'' geben. Dieser Unterschied wird natürlich mit Vergrösserung des Krümmungsradius des zu den Ablesungen dienenden

Figur 5.



Kreisbogens vermindert und z. B. bei Gelenken, der geringen Länge dieser halber, so herabgedrückt, dass der aus ungleicher Stellung der Blätter entspringende Fehler bei Bestimmung der Biegungsfestigkeit vernachlässigt werden kann [1]). — Beträgt z. B. die Länge der Bewegungszone (ab) 30 Millim. und krümmt sich diese zu einem Bogen von 10 Grad, so wird durch den Zeiger, auf einem mit seinem Mittelpunkt bei a eingestellten Kreisbogen von 60 Millim. Radius, eine Bewegung von 7° 30′ 41″ angezeigt [2]), dagegen beträgt diese 8° 39′ 5″, wenn sich die Bewegungszone von 80 Grad zu 90 Grad krümmt. Bei solcher Ausbiegung würden die in entsprechenden Lagen vorgenommenen Bestimmungen der Biegungsfestigkeit also um etwas mehr als 1 Grad differiren.

Es braucht wohl kaum bemerkt zu werden, dass sich die Bewegungszone nicht zu einem wirklichen Kreisbogen krümmt, da ohnehin nur darauf aufmerksam gemacht werden sollte, was an nutirenden Objekten bei Bestimmung der Biegungsfestigkeit zu beachten ist. Hiernach genügt es die thatsächlich beobachteten Verhältnisse kurz zu erwähnen, da diese, wie schon bemerkt, nicht zu wesentlichen Schlussfolgerungen verwendbar sind.

Nach Hofmeister [3]) nimmt die Biegungsfestigkeit der Blattstiele von Malva silvestris in der Nachtstellung wesentlich zu, während in dieser die Blätter von Impatiens noli tangere [4]) erschlafft sein sollen. Bei beiden Pflanzen und ebenso bei Chenopodium album, kann ich aber, bei mit gewöhnlichen Gradbogen vorgenommenen Bestimmungen, keinen merklichen Unterschied der Biegungsfestigkeit für Tag- und Nachtstellung der Blätter finden und auch dann ergab sich annähernd gleiche Winkeldifferenz, wenn die Blätter der Pflanzen im Dunklen wieder auf ihre frühere Lage zurückgekehrt waren. Nach den vorausgeschickten Erörterungen ist eine grössere Aenderung der Biegungsfestigkeit an nutirenden Blattorganen auch nicht zu erwarten und ebenso ist es klar, dass aufeinanderfolgende Bestimmungen geringere Uebereinstimmung unter sich, als bei Gelenken geben werden.

---

1) Ueber Construction von Gradbogen, welche den entstehenden Fehler vermeiden. Vergl. Brücke l. c., p. 453 Anmerkung.

2) Ich unterlasse diese Beziehungen mathematisch zu formuliren, da ohnehin die Stellung des Zeigers für jeden concreten Fall leicht zu berechnen ist. Aus ab' ($= ab$) und $< adb'$ ergibt sich ad und damit ae. Mit ae und ac' ($= ac$) ist $< aec'$ und damit $< cac'$ bestimmt.

3) Pflanzenzelle 1867, p. 330.

4) Bei dieser Pflanze hängen nach Röper (Uebersetzung von De Candolle's Pflanzenphysiologie Bd. II, p. 630 Anmerkung) des Abends die Blätter schlaff herab, was offenbar nur eine auf den äusseren Schein gegründete Bemerkung ist.

Auf einen, für die paratonischen, und damit auch für die täglichen periodischen Bewegungon in Betracht kommenden Vorgang wurde schon früher hingewiesen, dass nämlich durch den Act der Verdunkelung das Wachsthum in der Nutationszone eine stossweise Beschleunigung erfährt und dem analog Gewebecomplexe der Gelenke sich über das Maass verlängern, welches ihnen als Gleichgewichtslage bei constanter Dunkelheit zukommt. Für die nutirenden Blattorgane folgt das Gesagte einfach daraus, dass sich in Folge der Lichtentziehung innerhalb kurzer Zeit ein verhältnissmässig sehr beschleunigtes Wachsthum, auch der mittleren Partie der Bewegungszone, abwickelt, welches weit schneller fortschreitet, als das Wachsthum bei constanter Dunkelheit. (Siehe diese Arbeit p. 21.) Das analoge Verhalten in Gelenken erlaubt die Art und Weise der Zunahme der Biegungsfestigkeit bei der Verdunklung zu erschliessen. Jene hat nämlich, nach mit Trifolium, Phaseolus und Hedysarum gyrans angestellten Versuchen, ihr Maximum erreicht, wenn die zunächst hervorgerufene paratonische Bewegung noch im Gange oder eben vollendet ist, nimmt also bei der rückgängigen Bewegung der Blätter nicht mehr zu. Würde z. B. nach der grössten Senkung des Blattes die Expansionsintensität in der oberen Gelenkhälfte sich nicht ändern, so müsste in der unteren Gelenkhälfte ein eben so grosser Expansionszuwachs, wie in jener während der Senkung des Blattes, entwickelt werden, um das Blatt wieder in seine frühere Stellung zurückzuführen. War aber der bei der Senkung in der oberen Gelenkhälfte gewonnene Expansionszuwachs ausreichend, um die nach Brücke'scher Methode bestimmte Winkeldifferenz auf die Hälfte oder auf ein Drittel herabzudrücken, so müsste eine gleiche, oder doch jedenfalls eine ansehnliche Steigerung der Biegungsfestigkeit bei der Hebung zu Stande kommen, wenn diese allein durch Expansionszuwachs in der unteren Gelenkhälfte bewirkt würde. Da sich aber thatsächlich die Biegungsfestigkeit der Gelenke während der rückgängigen Bewegung der Blätter nicht ändert, so ist damit evident bewiesen, dass dieser Rückgang von gleichzeitiger Abnahme der Expansionsintensität in der oberen Gelenkhälfte und Zunahme der Ausdehnungskraft in der unteren Gelenkhälfte begleitet ist. Bei dem sonst durchaus gleichem Verhalten beider antagonistischer Hälften, kann es als gewiss angesehen werden, dass auch beide durch Verdunklung eine vorübergehende Expansion über die constanten äusseren Verhältnissen entsprechende Gleichgewichtslage hinaus erfahren und dasselbe muss auch für die antagonistischen Hälften der Bewegungszone nutirender Blattorgane angenommen werden.

Fraglich muss ich lassen, ob eine einzelne Gelenkhälfte, nach der

durch paratonische Lichtwirkung hervorgerufenen Dehnung über die eigentliche Gleichgewichtslage, unter constanten äusseren Verhältnissen einfach auf diese Gleichgewichtslage zurückgeht, oder um diese oscillirende Expansionsänderungen ausführt. Wenn bei einer durch Verdunklung hervorgerufenen Receptionsbewegung die Blätter sich bei dem Rückgang vorübergehend bis zu 30 Grad über die zuvor innegehabte Stellung hinaus bewegen, so kann dieses dann darin begründet sein, dass die maximale (und vorübergehende) Expansion in der unteren Gelenkhälfte später als in der oberen Hälfte erreicht wird, oder letztere kann dadurch mitwirkend oder allein bestimmend im Spiele sein, dass sie sich, indem ihre Expansion um die Gleichgewichtslage oscillirt, in einem geringen Ausdehnungszustand befindet. Eine Entscheidung hierüber kann ich nach dem mir zu Gebote stehendem Material nicht treffen und es ist wohl zu beachten, dass in den eben besprochenen Fragen verwickelte Beziehungen im Spiele sein können, wie z. B. die bei constanter Dunkelheit im Mittel tiefere Lage der Blätter von Impatiens noli tangere durch entsprechende Aenderung der Relation des Wachsthums in den antagonistischen Hälften der Bewegungszone bedingt ist.

Bei den Nachwirkungsbewegungen oscillirt ja thatsächlich die Expansionsintensität der Gelenkhälften unter constanten äusseren Verhältnissen um die Gleichgewichtslage und bei nutirenden Blattorganen wiederholt sich beschleunigtes Wachsthum in gewissen Intervallen, doch kann hiernach die oben speciell behandelte Frage nicht entschieden werden, da die Nachwirkungen durch die thatsächlich ausgeführten Bewegungen bedingt sind, beim Zustandekommen dieser aber durch Antagonismus der Gelenkhälften, oder auch, wie bei Mimosa, durch andere Verhältnisse bewirkte Compressionen eine Rolle spielen. Aber freilich wird es mit Rücksicht auf die Mechanik der Nachwirkungsbewegungen nicht unwahrscheinlich, dass die durch Verdunklung über die entsprechende Gleichgewichtslage hinausgetriebene Expansionsintensität, in Folge dieses Vorganges Oscillationen um die Gleichgewichtslage erfährt, analog etwa den fortdauernden Längsschwingungen eines gedehnt gewesenen Kautschukstreifens, und dass sich auch dem entsprechende Wachsthumsschwankungen bei nutirenden Blattorganen geltend machen. Unter sorgfältiger Beachtung aller Nebenumstände würde die Frage an einseitig operirten Gelenken wohl definitiv zu entscheiden sein, mir aber fehlen Versuche die in dieser Richtung zu verwenden sind.

Es erübrigt nun noch einige Belege dafür beizubringen, dass die Biegungsfestigkeit während der rückgängigen Bewegung einer Recep-

tionsbewegung nicht mehr wächst. In der folgenden Tabelle sind 2 Versuche mit verschiedenen Pflanzen von Trifolium pratense und ein Experiment mit einem ersten einfachen Blatte von Phaseolus vulgaris verzeichnet. Nachdem die Winkeldifferenz nach Brücke'cher Methode in den Morgenstunden an hellem diffusem Licht festgestellt war, wurden die Pflanzen verdunkelt und während des Hin- und Hergangs der Receptionsbewegung einige Bestimmungen der Biegungsfestigkeit vorgenommen. Bei jedem Versuche ist in der ersten Columne die bei aufrechter Stellung der Pflanze an dem Gradbogen abgelesene Lage des Blattes, in der zweiten die fragliche Winkeldifferenz angeführt.

Tabelle X.

Trifolium pratense.						Phaseolus vulgaris.	
Versuch 1. (15/6. 1873.)		Versuch 2. (17/7. 1873.)		Versuch 3. (20/6. 1873.)	
Stellung des Blattes.	Winkeldifferenz.	Stellung des Blattes.	Winkeldifferenz.	Stellung des Blattes.	Winkeldifferenz.
		Am Licht.			
9 Vorm. 88°	18°	11¼ Vorm. 61°	21°	9½ Vorm. 94°	17°
		Nun verdunkelt.			
10 » 110°	9°	11¾ » 107°	12°	10¼ » 143°	10°
10½ » 117°	9°	12½ Nchm. 122°	11°	10¾ » 151°	9°
11 » 90°	9°	1½ » 97°	11°	11½ » 111°	10°
12½ » 67°	9°	2½ » 49°	12°	12½ Nchm. 85°	10°

Vor der Verdunklung befanden sich die Versuchsblätter in voller Tagstellung und stets wird durch Zunahme der Grade Annäherung an die Nachtstellung angezeigt. Noch ehe die rückgängige Bewegung begann, jedenfalls aber wenn diese begonnen, war, wie die Versuche ergaben, die volle Biegungsfestigkeit erreicht, welche auch bei weiterem Aufenthalt der Pflanzen im Dunklen nicht überschritten wurde.

Als eine Ursache der durch Helligkeitsschwankungen hervorgerufenen Bewegungen kommt jedenfalls in Betracht, dass Expansion und Wachsthum im Dunklen ausgiebiger als am Licht sind und dass der Uebergang in die constanten Beleuchtungsverhältnissen entsprechende Gleichgewichtslage mit ungleicher Schnelligkeit in den antagonistischen Gewebecomplexen ausgeführt wird. Diese Bewegungsursache ist bei Abnahme, wie bei Zunahme der Beleuchtung thätig, ob aber ausserdem

durch den Act der Erhellung, in analoger Weise wie es thatsächlich durch den Act der Verdunklung geschieht, Expansion und Wachsthum vorübergehend über das der specifischen Gleichgewichtslage entsprechende Maass hinausgetrieben werden, darf man jedenfalls nicht von vornherein behaupten, da sehr wohl innere Vorgänge als treibende Kraft thätig sein könnten, welche die fragliche Wirkung allein durch den Act der Verdunklung zu Stande kommen lassen. Diese erst durch meine Untersuchungen entstandene Frage warf sich mir zu spät auf, um noch eine experimentelle Prüfung vornehmen zu können, und so muss ich auch hier auf eine Entscheidung verzichten.

Dass auf Blätter, zunächst auf Nutationsbewegungen ausführende, Erhellung nicht in gerade umgekehrter Weise wie Verdunklung wirkt, ergibt das Verhalten der Blätter von Impatiens noli tangere, welche aus Dunkelheit ans Licht gebracht sich innerhalb 5 bis 15 Minuten nur wenig erheben, bei nun folgender Verdunklung aber sich sehr erheblich senken. (Siehe p. 57.) Spricht nun auch dieses Resultat zu Gunsten der ungleich-ausgiebigen Wirkung des Actes der Erhellung und der Verdunklung auf die Wachsthumsbeschleunigung, so kann demselben doch aus verschiedenen Gründen, deren Erörterung zu weitläufig sein würde, keine vollkommene Beweiskraft beigelegt werden. Unsere Frage wird wohl, sowohl für nutirende als variirende Bewegungsorgane zu entscheiden sein, jedoch nur bei sorgfältiger Beachtung verschiedener Verhältnisse, welche ich bei zu anderen Zwecken vorgenommenen Versuchen theilweise nicht zu beachten hatte und eben deshalb auch nicht wage, entsprechende Notizen zu massgebenden Schlussfolgerungen in unserem Sinne zu verwenden. Freilich scheint es nach meinen Beobachtungen, dass auch an mit Gelenken versehenen Blättern, in gleicher Weise wie bei Impatiens, Erhellung eine nur geringere Bewegung bewirkt, während darauf folgende Verdunklung eine ansehnliche Amplitude hervorruft und wenn dieses Verhalten nicht durch andere Ursachen bedingt, sondern der ungetrübte Ausdruck des Effectes der Helligkeitsschwankungen ist, so dürfte es kaum fraglich sein, dass der Act der Verdunklung, nicht aber der Erhellung, vorübergehend Expansion (resp. Wachsthum) über die dem Helligkeitsgrade entsprechende Gleichgewichtslage treibt. Eine Analogie bezüglich der Wirkung von Temperaturschwankungen werden wir übrigens für die Blüthen von Crocus kennen lernen, an denen Abfall der Temperatur eine vorübergehende wirkliche Beschleunigung des Wachsthums zu Stande bringt, während Zunahme der Wärme nicht umgekehrt eine Wachsthumshemmung bewirkt.

Kann es nun auch nicht als festgestellt angesehen werden, dass bei der durch Erhellung hervorgerufenen Bewegung eine ähnliche, aber umgekehrte Wirkung wie bei Verdunklung im Spiele ist, so wird doch in jedem Falle, mag die Entscheidung ausfallen wie sie will, das über paratonische Wirkung und über Entstehung der Tagesperiode Mitgetheilte keine Correctur dieserhalb zu erfahren haben.

V. Intensität der Bewegungen.

Die Amplitude einer Bewegung sagt natürlich nichts aus über die Arbeitsgrösse, die zur Dehnung von Membranen und zur Ueberwindung von Widerständen verwandt wurde, welche antagonistische Gewebecomplexe entgegensetzen[1]). Ein annäherndes Maass für die Kraft, welche bei Ausführung von Bewegungen in Gelenken entwickelt wird, ist aber mit Hülfe des Hebeldynamometers zu erreichen, dessen Einrichtung bereits früher beschrieben wurde (Fig 2, p. 9). Auch die Anwendung zu unseren Zwecken geschah in der a. a. O. mitgetheilten Weise, indem ein an dem Blatt befestigter Draht je nach Umständen auf die Ober- oder Unterseite des kurzen Hebelarmes (h') gelegt wurde.

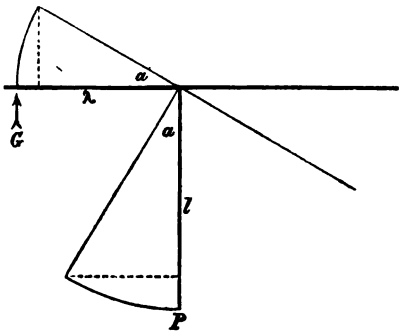
Die einer, am kurzen Hebelarm unseres Apparates wirkenden Kraft entsprechende Ausbiegung lässt sich leicht auf empirischem Wege, durch Anhängen einer Wagschale und Belastung dieser mit Gewichten bestimmen, wobei darauf zu achten, dass der Drahthaken mit dem die Wagschale angehängt wird, aus demselben Material, wie der auf dem Blatt befestigte Draht besteht und in gleicher Weise wie dieser gegen die Häkchen des kurzen Hebelarmes gelegt wird. Soll der Werth einer nach entgegengesetzter Richtung gehenden Ausbiegung des Dynamometers bestimmt werden, so ist dieses mit Hülfe eines Wagebalkens, oder eines über eine Rolle geführten Fadens leicht auszuführen, jedoch begreiflicherweise nur zur Controle des Apparates nöthig. Ueberschreiten die Ausbiegungen aus horizontaler Lage nicht 10 Grad, so findet man empirisch mit unserem Apparate Proportionalität zwischen Ausbiegung und ziehendem Gewicht und erst weiterhin wird bemerklich, dass die Ausbiegung in geringerem Grade als die senkrecht am kurzen Hebelarm wirkende Kraft zunimmt.

---

1) Die einfache Hebung eines Gewichtes bei den periodischen Bewegungen erlaubt deshalb keinen Schluss auf die thatsächlich entwickelte Expansionskraft. Solche Versuche sind von Dassen angestellt. Wiegmann's Archiv 1838, IV. Bd. I. p. 219.

Die zu gleicher Ausbiegung nöthige Kraft wächst nämlich mit der Tangente des Ausbiegungswinkels, denn sei G die senkrecht am horizontalen Hebelarm λ (Fig. 6) wirkende Kraft, P das am Ende des mathematischen Pendels l angebrachte Gewicht, so ist für den Zustand des Gleichgewichts, wenn a der Ausbiegungswinkel, $G\lambda \cos a = Pl \sin a$, und demnach $G = \frac{Pl}{\lambda} \operatorname{tg} a$. Nach obiger Gleichung ist $Pl = G\lambda \cot. a$ und hiernach Pl, d. h. das statische Moment unseres physischen Pendels bestimmt, wenn die am kurzen Hebelarm (der bei uns 20 Millim. lang ist) wirkende Kraft und der Ausbiegungswinkel bekannt sind. Bewirken z. B. 0,5 Grm. eine Ausbiegung um 5 Grad, so ist $Pl = 114,3$ Grm. und um den Index 10 Grad aus horizontaler Lage zu heben oder zu senken, müssten an dem kurzen Hebelarm nicht 1 Grm. sondern 1,0077 Grm. und für eine Hebung von 15 Grad 1,5313 Grm. angebracht werden, also 0,007 resp. 0,0313 Grm. mehr, als wenn die Ausbiegung proportional dem ziehenden Gewichte zunähme. Dass letzteres bei empirischer Bestimmung für Ausbiegung bis 10 Grad gefunden wurde ist klar, wenn man beachtet, dass diese Mehrgewichte Hebung oder Senkung des Index um $^7/_{100}$ resp. $^3/_{10}$ Grad bewirken und unser Apparat nur die genaue Ablesung von $^1/_5$ Graden gestattet. Deshalb durfte ich aber auch in allen Versuchen, bei denen der Hebel nur um 10 Grad oder wenig mehr aus horizontaler Lage entfernt wurde, Proportionalität zwischen Ausbiegung und wirkender Kraft annehmen.

Figur 6.



Bei Bestimmung der Kraft mit welcher das Blatt seine aufwärts oder abwärts gerichteten Bewegungen anstrebt, muss natürlich der auf den kurzen Hebelarm des Dynamometers aufgelegte Draht sehr sorgfältig auf dem Blatte, und zwar bis an das Gelenk dieses, befestigt sein und solche Stärke besitzen, dass er keine Biegung erfährt. Durch eine solche würde die im Gelenk entwickelte Kraft zu gering gefunden werden und gleiches veranlasst auch die mit Ausbiegung des Hebels vor sich gehende Verschiebung der Blätter aus der ursprünglichen horizontalen Lage[1]). Diese Lagenänderung ist übrigens bei nicht zu geringer

1) Unser Apparat ist direct nur für horizontale Lage von Blättern anwendbar, man würde aber leicht auch Apparate construiren können, welche für andere Blattlagen brauchbar sind.

Entfernung zwischen Gelenk und Auflagepunkt des Drahtes gering, würde z. B., wenn diese Entfernung 60 Millim. und die am Apparat abgelesene Ausbiegung 15 Grad beträgt, $4^0\ 57'$ ausmachen (der kurze Hebelarm $h' = 20$ Millim.). Ich hatte keine Veranlassung diesen Verhältnissen Rechnung zu tragen, weil dadurch die bei den Blattbewegungen thätige Kraft jedenfalls um etwas zu gering gefunden wurde und es mir allein auf Bestimmung der mindestens entwickelten Kraft ankam.

Der Mechanismus der Gelenke [1]) besteht bekanntlich im wesentlichen darin, dass positiv gespannte Gewebecomplexe unter sich und mit dem Gefässbündel verbunden sind und an beiden Gelenkenden eine Widerlage durch das angrenzende Gewebe finden, gleichsam als ob hier parallele Kräfte senkrecht gegen eine Platte drückten, welche bezüglich jeder Gelenkhälfte den einen Arm eines Hebels repräsentirt, dessen anderer Arm das Blatt, resp. der Blattstiel ist. Gleiches gilt nun auch für jede Querschnittsfläche einer Gelenkhälfte, welche somit den einen Arm eines Winkelhebels vorstellt, dessen Drehachse in der neutralen, d. h. bei der Einkrümmung des Gelenkes gleiche Länge behaltenden Ebene zu suchen sein wird. Die Wirkung dieser Hebelfläche ist natürlich in der antagonistischen Hälfte eine gleiche, aber entgegengesetzte. Die Kraft, welche bei einer Blattbewegung gemessen wird, zeigt also nur die Differenz der antagonistischen Wirkungen an.

Wird vermittelst des Hebeldynamometers, unter Beachtung der Länge des jenem aufliegenden Blatthebelarmes, der in einer Gelenkhälfte entwickelte Ueberdruck bestimmt, so ist damit immer nur ein Maass für die gesammte Wirkung der in den Gelenkquerschnitten thätigen Kräfte gewonnen. Diese Kräfte sind aber in nicht zu bestimmender Weise auf dem Querschnitt vertheilt und unter sich ungleich, weshalb es auch unmöglich ist, zu bestimmen, welche Zellschicht das Maximum der Expansion hervorbringt und wie gross dieser maximale Werth ist. Unter solchen Umständen ist es geboten, um wenigstens eine Vorstellung der Kraftleistung zu gewinnen, das empirisch festgestellte statische Moment der parallelen Kräfte so auf die Fläche des Gelenkquerschnittes zu vertheilen, dass die Summe der thatsächlich vorhandenen Expansionskräfte jedenfalls grösser ist, als sie die Berechnung ergibt.

Der Mittelpunkt der parallelen Kräfte liegt, bei symmetrischer Gestalt der Gelenkhälften, jedenfalls für jeden Querschnitt annähernd in der zur neutralen Ebene senkrechten und die Gelenkhälfte halbirenden

1) Siehe auch diese Abhandlung p. 3 und ebenda Fig. 1.

Ebene. Nehmen wir z. B. an, dass in einer Hälfte eines Bohnengelenkes, welche für den Querschnitt einen Radius von 1,5 Millim. besitzt, das Kraftcentrum in der fraglichen Ebene und 1,4 Millim. von der neutralen Ebene entfernt liege, so haben wir jedenfalls volle Gewissheit, dass der wirkliche Mittelpunkt der Expansionskräfte tiefer zu liegen kommt und in Folge dessen die Summe der Expansionskräfte grösser sein muss, als wir sie finden, weil ja diese vereint gedachten Kräfte an einem kürzeren Hebelarm, als wir voraussetzten, angreifen. Dass das Kräftecentrum weiter als 0,1 Millim. von der Aussenfläche entfernt liegen muss, wird man sofort einsehen, wenn man nur bedenkt, dass das ganze Parenchymgewebe der Gelenkhälfte sich expandirt, wobei freilich zu beachten, dass das Gefässbündel inactives Gewebe ist. Würden alle Gelenkquerschnitte gleiche Expansion entwickeln, so wäre die gemessene Kraft, wie bei homogenen elastischen Körpern, zugleich ein Maass für die in jeder Elementarschicht thätige Ausdehnungskraft. Thatsächlich wird diese wohl nicht in jedem Querschnitt genau dieselbe sein und als Expansionskraft der ganzen Gelenkhälfte ein zwischen den Extremen liegender Werth zum Ausdruck kommen.

Für jeden von dem oberen Ende des Gelenkes ferneren Querschnitt wird der Drehpunkt etwas weiter von dem Dynamometer gerückt und hiermit nimmt natürlich die Länge des Blatthebelarmes zu, zugleich aber, anderes gleich angenommen, die Kraft ab, welche am Dynamometer wirksam sein muss, um das Gleichgewicht zu erhalten. Da ich stets die Entfernung zwischen dem oberen Ende des Gelenkes und dem Auflegepunkt am Dynamometer der Berechnung des statischen Momentes zu Grunde legte, so fiel dieses etwas zu klein aus. Gross ist übrigens der begangene Fehler nicht, da die Gelenke nur geringe Länge besitzen, und diese zudem nicht ganz in Rechnung kommt, wenn die Gelenke nicht horizontal stehen, da ja das statische Moment stets durch die auf der Richtung der Kraft (hier den vertical gerichteten Druck des Dynamometers) Senkrechte bestimmt wird. An schief gestellten Gelenken ist der Winkel, unter welchem die beiden Hebelarme im Gelenk zusammenstossen ein anderer, doch bleiben dabei die Expansionskräfte gegen die im Gelenk liegende Hebelfläche senkrecht gerichtet und somit influirt die Lagenänderung dieser nicht auf die am Dynamometer zur Geltung kommende Druckkraft.

Kämen Drehpunkt und neutrale Ebene nicht, wie wir annahmen, in die durch die Mitte des Gefässbündels gehende Ebene zu liegen, so würde in einer Gelenkhälfte allerdings der Hebelarm verlängert und damit der bei gleicher Ausdehnungskraft auf das Dynamometer ausge-

übte Druck gesteigert werden können. Einige Ueberlegung wird aber sogleich ergeben, dass an Gelenken, deren Querschnitt der Kreisform genähert ist und deren Mitte vom Gefässbündel occupirt wird, der Drehpunkt nicht viel anders, als angenommen wurde, liegen kann und wenn dieser auch in dem angegebenen Sinne etwas verschoben sein sollte, so ist doch in jedem Falle allein schon die von uns supponirte Lage des Kraftcentrums derartig, dass dennoch die Expansionskraft im Gelenk grösser sein muss, als sie sich nach unserer Berechnung ergibt. Andere Möglichkeiten, wie die, dass der Ansatzpunkt des Blatthebels nicht mit dem Drehpunkt des Gelenkquerschnittes zusammenfiele, würden innerhalb der im Gelenk möglichen Grenzen dahin führen, dass dieselben Expansionskräfte nur geringere Wirkung am Dynamometer zu Stande brächten. Dem thatsächlich sich ergebenden statischen Momente würde also unter diesen Umständen eine grössere Expansionskraft in den Gelenken entsprechen, welche somit unter Zugrundelegung unserer ersten Annahme am geringsten ausfällt.

Ausser den schon namhaft gemachten, bewirken auch noch andere Ursachen, dass sich die in den Gelenken entwickelte Expansionsintensität nach unserer Methode zu gering ergibt. So erfährt bei jeder Vermehrung des auf das Dynamometer ausgeübten Druckes, eine Gelenkhälfte eine gewisse Verlängerung und dabei wird eine mit der Bewegung wachsende Kraft zur Dehnung von Membranen und zur Ueberwindung antagonistischer Widerstände verbraucht. Ob an demselben Gelenke ein bestimmtes gerades Verhältniss zwischen Einkrümmung und Arbeitsgrösse eingehalten wird, kann ich nach meinen Versuchen nicht direct beurtheilen, doch ist solches selbst für eine von ihrem Gegenpart befreite Gelenkhälfte von vornherein nicht wahrscheinlich, da sich bei der Ausdehnung von Gewebecomplexen verschiedene Umstände geltend machen, für welche homogene elastische Körper nicht entfernt einen Maassstab abgeben können.

Nach den vorausgegangenen Betrachtungen wenden wir uns nun speciellen Versuchen zu, welche ich namentlich mit Topfpflanzen von Phaseolus vulgaris ausführte und zwar wurden stets die ersten einfachen Blätter dieser Pflanze, deren Blattstiel natürlich bis zum Gelenk durchaus festgehalten war, zu den Experimenten verwandt. Der von dem Gelenk an auf der Mittelrippe befestigte Draht wog in den meisten Versuchen 0,13 bis 0,22 Grm. und nur in ganz wenigen Experimenten 0,5 Grm. Die Distanz zwischen Auflagepunkt dieses Drahtes und dem oberen Ende des Gelenkes schwankte zwischen 60 und 82 Millim. Da die Blätter sehr gewöhnlich am Morgen über die horizontale Lage hin-

ausgehen und sich hierbei von dem kurzen Hebelarme des Dynamometers abheben würden, so muss der aufliegende Draht mit Hülfe von feinem Draht oder Zwirn befestigt werden. In den angestellten Versuchen war das am Dynamometer angebrachte Pendel (s. Fig. 2 p. 9) ein 60 Millim. langer Stift, welcher in den verschiedenen Fällen derartig an seinem Ende mit Wachskugeln beschwert war, dass die Ausbiegung von 1 Grad einem auf den kurzen Hebelarm ($h' = 20$ Millim.) ausgeübten Druck von 0,29, 0,196 oder 0,1 Grm. entsprach. Das Produkt aus dem, der abgelesenen Ausbiegung entsprechenden Gewichte und der Länge des auf dem Dynamometer aufliegenden Blatthebelarmes ergibt das statische Moment, welches die Grösse des in einer Gelenkhälfte entwickelten Ueberdruckes anzeigt.

Der durch Verdunklung zwischen 5 und 7 Abends in der oberen Gelenkhälfte entwickelte Ueberdruck wurde in 7 Versuchen einem statischen Momente von 61 bis 242 Grm. entsprechend gefunden. So stand z. B. in einem Falle der Zeiger des Dynamometers um 5 Uhr Nachmittags auf 43 Grad (d. h. 3 Grad über Horizontalstellung) und stieg dann in Folge von Verdunklung bis 8 Uhr Abends allmählich auf 51,2 Grad um weiterhin seine rückgängige Bewegung zu beginnen. Da hierbei 1 Grad Ausbiegung einem auf den kurzen Hebelarm des Dynamometers ausgeübten Druck von 0,29 Grm. entsprach und der Blatthebelarm 75 Millim. lang war, so berechnet sich für den Ausschlag von 8,2 Grad ein statisches Moment von 178,3 Grm.

Es ist ohne weiteres klar, dass der Ueberdruck in Gelenken mit der Bewegungsamplitude der Blätter steigt und fällt, dass also jener am grössten des Abends ausfallen wird, weil dann Verdunklung und Nachwirkung in demselben Sinne thätig sind und dass jener Ueberdruck mit der Grösse der Helligkeitsschwankungen zu- und abnimmt. Uebrigens ergaben auch einige an hellen Tagen in den Mittagsstunden vorgenommene Verdunklungen Ausbiegungen am Dynamometer, für welche sich das mechanische Moment zwischen 51 und 210 Grm. berechnet (5 Versuche).

Auf die Bewegungsamplitude und ebenso auf den Expansionszuwachs in der oberen Gelenkhälfte der Bohnenblätter influirt auch die Stellung dieser gegen das Licht. Ist die Spitze des Blattes vom Fenster abgewandt, so wird die diesem zugewandte obere Gelenkhälfte relativ stärker beleuchtet und weil sie hierdurch in höherem Maasse an Expansionskraft verliert, ist der Zuwachs an dieser in Folge von Lichtentziehung grösser, als wenn umgekehrt die Blattspitze gegen das Fenster gerichtet war und die obere Gelenkhälfte ein höheres Maass von Expansionsinten-

sität bewahrte. Meine Versuche sind in beiden Stellungen der Blätter ausgeführt, doch sind die grossen Differenzen des gefundenen statischen Momentes nicht allein hierdurch und überhaupt die Grösse der Lichtabnahme, sondern auch durch individuelle Eigenthümlichkeiten bedingt.

Wie die Amplitude der täglichen periodischen Bewegungen durchschnittlich grösser ist, als die Schwingungsweite einer Receptionsbewegung, so ergibt sich auch für jene Amplitude im Allgemeinen ein höheres statisches Moment, das in 6 angestellten Versuchen zwischen 95 und 267,5 Grm. gefunden wurde. In einem Falle hatte z. B. das Blatt seine grösste Erhebung zwischen 8 und 9 Uhr Vormittags angestrebt, als der Zeiger des Dynamometers auf 36 Grad (4 Grad unter horizontal) stand, der nun allmählich, der Senkung des Blattes entsprechend, bis 1 Uhr Mittags auf 40,3 Grad ging und als höchste Stellung 48,7 Grad 9 Uhr Abends erreichte. Da hierbei der Blatthebel 61 Millim. lang war und 1 Grad Ausbiegung 0,29 Grm. entsprach, so berechnet sich das der vollen Amplitude von 12,7 Grad entsprechende statische Moment zu 224,7 Grm.

Für die von Bohnenblättern mit nur mässiger Amplitude und mit einer Schwingungszeit von $1^1/_2$ bis $2^1/_2$ Stunden ausgeführten autonomen Bewegungen, berechnet sich aus meinen Beobachtungen ein zwischen 9,6 und 25 Grm. liegendes mechanisches Moment. Je nachdem diese autonomen Bewegungen den paratonischen und täglichen periodischen Bewegungen gleichsinnig oder entgegengesetzt sind, wird das mechanische Moment dieser vergrössert oder verringert werden.

Bei den in angegebener Weise angestellten Versuchen wurde nur die Zunahme der Expansionskraft in der oberen Hälfte des Bohnenblattgelenkes und diese Zunahme nicht einmal vollkommen gemessen. Denn abgesehen von in der Methode liegenden Ursachen gewinnt ja die antagonistische untere Gelenkhälfte am Abend und überhaupt bei Lichtabnahme, an Expansionskraft und hierdurch wird einem entsprechenden Theil der Expansionszunahme in der oberen Hälfte das Gleichgewicht gehalten. Dieses gilt für die täglichen periodischen Bewegungen wenigstens dann, wenn die Pflanzen, wie in meinen Versuchen, während des Tages an hellem Lichte gehalten werden, da in diesem Falle nachweislich die abendliche paratonische Wirkung die vermöge der Nachwirkung von der unteren Gelenkhälfte angestrebte Verminderung der Expansionskraft überwiegt. Auch wenn die Zunahme der Expansionskraft am Licht rückgängig gemacht wird, so bleiben doch hierbei die antagonistischen Gelenkhälften positiv gespannt und um ein Maass für die Intensität dieser restirenden Spannung zu gewinnen, wurde in den Morgen-

oder Mittagstunden die obere oder untere Gelenkhälfte mit möglichster Vermeidung von Erschütterung weggeschnitten, während der auf dem Blatt angebrachte Draht dem Dynamometer auflag. Die sogleich und wohl auch noch kurze Zeit, steigende Ausbiegung gibt ein Maass für die in der weggeschnittenen Gelenkhälfte mindestens vorhandene Expansionsintensität. Der volle Werth dieser wird wohl kaum bestimmt, da die mit der Operation verbundenen Eingriffe die Expansionskraft beeinflussen dürften und ausserdem diese zu gering ausfällt, sowohl wenn die eine Gelenkhälfte nicht vollständig, als wenn von der stehenbleibenden Hälfte zu viel weggeschnitteu wird. In Folge der einseitigen Operation vermindern sich auch die unter dem Einfluss des täglichen Beleuchtungswechsels vor sich gehenden Schwankungen der Expansionskraft in der von ihrem Gegenpart befreiten Gelenkhälfte, welche Schwankungen in einem Versuche höchstens den Werth eines statischen Momentes von 83 Grm. erreichten.

Bei Entfernung der oberen Gelenkhälfte an Pflanzen, welche am hellen Tageslicht standen, ergab sich als Acquivalent der in jener unter diesen Umständen noch vorhandenen Expansionskraft ein mechanisches Moment von 78,2 bis 158 Grm. und dieses vergrössert sich also im Dunklen mindestens um die vorhin angegebenen, die Zunahme der Expansionsintensität ausdrückenden Werthe. Die untere Gelenkhälfte hat natürlich nicht nur der Ausdehnungskraft der oberen Hälfte, sondern auch dem durch das Blatt ausgeübten Druck das Gleichgewicht zu halten, die Summe dieser beiden gibt also die Expansionsintensität an, welche man bei Entfernung der unteren Hälfte finden würde.

Das empirisch gefundene statische Moment entspricht dem in der Gelenkhälfte, resp. in jedem Querschnitt dieser, entwickelten Expansionskraft und kann selbstverständlich nur unter Beachtung der Grösse dieses Querschnittes ein vergleichbares Maass abgeben. War nun auch der Querschnitt der zu meinen Versuchen benutzten Gelenke nicht vollkommen gleich, so differirte er doch in den verschiedenen Objekten nur in geringem Grade und ich will deshalb auch bei der Reduction der Expansionskraft auf die Flächeneinheit nicht die Dimensionen des bei dem Versuche benutzten Gelenkes, sondern allgemein ein Gelenk von solcher Form zu Grunde legen, dass der fragliche Expansionswerth jedenfalls etwas zu gering ausfallen muss. Der kreisförmige Querschnitt dieses Gelenkes soll einen Radius von 1,5 Millim. haben und durch die neutrale Ebene in die gleich grosse obere und untere Hälfte getrennt werden. Thatsächlich ist freilich der Querdurchmesser der Gelenke etwas ansehnlicher als deren Höhe und diese fällt für die obere Hälfte,

von der Mitte des Gefässbündel ab gerechnet, etwas geringer aus, als für die untere Hälfte. Aber selbst für letztere berechnet sich aus den Dimensionen des angenommenen Gelenkes in wohl allen Fällen eine etwas grössere Fläche, als sie den benutzten Gelenken zukommt und in noch höherem Maasse ist dieses für die obere Gelenkhälfte der Fall, bei welcher in Wirklichkeit die Oberseite noch dazu etwas abgeflacht ist (Vgl. Fig. 1 p. 3).

Die vorerwähnten Umstände, sowie der aus verschiedenen Gründen zu kleine Befund des statischen Momentes, sind es nun nicht allein, welche die auf die Flächeneinheit berechnete Expansionskraft zu gering ausfallen machen, als sie sich bei gleichmässiger Vertheilung der in der Gelenkhälfte entwickelten gesammten Expansionskraft auf den Querschnitt herausstellen würde, sondern es wirkt in gleichem Sinne auch die angenommene Lage des Mittelpunktes der Kräfte, der, wie schon früher bemerkt, auf dem die neutrale Ebene senkrecht treffenden Radius und zwar 1,4 Millim. von jener entfernt (also nur 0,1 Millim. unter der Aussenfläche) liegen soll. Ferner ist, bei dem ungleichen Verhalten der verschiedenen Gewebeschichten, die in einzelnen Zellen oder Zellcomplexen thatsächlich entwickelte Expansionskraft, in Bezug auf die Flächeneinheit wesentlich grösser als die gleichförmige Vertheilung dieser Kraft ergibt, wobei ich zudem die Inactivität der Intercellularräume, des Gefässbündels und eventuell auch anderer Partien unberücksichtigt gelassen habe. Uebrigens ist der durch Vernachlässigung der Intercellularräume und des Gefässbündels begangene Fehler nicht sehr gross, da jene im Bohnengelenk ein nur geringes Areal in Anspruch nehmen und die Querschnittsfläche des halben Gefässbündels etwa 0,25 Millim., die der ganzen Gelenkhälfte aber 3,53 Millim. beträgt.

In einem, mit einem Bohnenblatt unter dem Einfluss des täglichen Beleuchtungswechsels vorgenommenen Versuche (2/7. 1874), entsprach die grösste Differenz der während eines Tages am Dynamometer abgelesenen Grade einem mechanischen Moment von 267,5 Grm. Hieraus berechnet sich, wenn Kraftcentrum und Fläche des Gelenkquerschnittes wie angegeben angenommen werden, die einem Quadratcentimeter Querschnittsfläche entsprechende Expansionsänderung in der oberen Gelenkhälfte zu $\left(\frac{267,5}{1,4.\ 3,53}\right) = 54,1$ Grm. oder 5,2 Atmosphären. An demselben Gelenke wurde des anderen Morgens, durch Entfernung der oberen Gelenkhälfte, als Aequivalent der in dieser noch vorhandenen Expansionskraft, ein statisches Moment von 126,9 Grm. gefunden, was für 1 Quadr.-Millim. einen Druck von 25,7 Grm. oder 2,5 Atmosphären ergibt. Da wir

nun den Zuwachs, welchen die Expansionskraft der oberen Hälfte vom Morgen bis spät Abends erfährt, zu 5,2 Atmosphären bestimmten, so entspricht die auf ihrem Maximum angekommene Expansionskraft einem Druck von 2,5 + 5,2 = 7,7 Atmosphären.

Die geringste unter dem Einfluss des täglichen Beleuchtungswechsels[1]) beobachtete Expansionsänderung der oberen Gelenkhälfte entsprach einem mechanischen Momente von 95 Grm. und hieraus berechnet sich für das Quadratmillimeter ein Druck von 19,2 Grm. oder 1,9 Atmosphären. In diesem Falle ergab die Entfernung der oberen Gelenkhälfte am nächsten Morgen einen dem statischen Moment von 142,4 Grm. entsprechenden Druck, woraus sich für das Quadr.-Millim. eine Expansionskraft von 28,8 Grm. oder 2,8 Atmosphären berechnet. Die gesammte Expansionskraft der oberen Gelenkhälfte beträgt also in diesem Falle am Abend 4,7 Atmosphären.

Bei Verdunklungen, welche in den Morgen- und Mittagsstunden an Pflanzen vorgenommen wurden, die zuvor am hellen Tageslicht gehalten worden waren, ergaben sich Expansionsänderungen der oberen Gelenkhälfte, welche einem zwischen 51 und 210 Grm. liegenden statischen Moment entsprechen und für diese Extreme berechnet sich unter unseren Voraussetzungen die Expansionskraft von 1 Quadr.-Millim. Fläche zu 10,3 und 42,5 Grm., entsprechend einem Drucke von 1 und 4,1 Atmosphären. An anderen ähnlichen Blättern wurde in bekannter Weise die in der oberen Gelenkhälfte während der Tagesbeleuchtung schon vorhandene Expansionskraft bestimmt und diese für 1 Quadr.-Millim. zwischen 15,8 und 32 Grm., resp. 1,5 und 3,1 Atmosphärendruck gefunden. In drei Fällen nahm ich auch eine Bestimmung der gesammten Expansionskraft der oberen Gelenkhälfte an Pflanzen vor, welche seit Abends zuvor dunkel standen und während des Versuches dunkel blieben. Bei diesen Versuchen ergab sich eine 3,8 bis 5,9 Atmosphären entsprechende Druckkraft.

Aus schon angeführten, auf dem Verhalten der unteren Gelenkhälfte beruhenden Gründen, ist die Expansionszunahme, welche die obere Gelenkhälfte Abends oder überhaupt durch Verdunklung erfährt, grösser als unsere Bestimmung ergibt, doch wird die Expansion nur vorübergehend über das dem Gleichgewichtszustand im Dunklen entsprechende Maass getrieben, wie sich daraus ergibt, dass die Biegungsfestigkeit, welche wesentlich durch die gesammte Expansionsintensität der Schwell-

---

1) Bei meinen Versuchen standen die Pflanzen während des Tages stets in hellem diffusem Licht.

gewebe bedingt ist, bei der rückgängigen Bewegung des Blattes unverändert bleibt (p. 93). Dieses beachtet, lässt sich soviel mit Gewissheit sagen, dass die Expansionskraft in der oberen Gelenkhälfte nach Erreichung ihres Maximums sehr ansehnlich abgenommen haben muss, wenn sich die positiven Spannungen der antagonistischen Hälften wieder in einer der angenäherten Horizontallage des Blattes entsprechenden Relation befinden. Die mit der Einkrümmung des Gelenkes in Betracht kommenden Verhältnisse sind derartig, dass Analogie mit elastischen Körpern nicht ohne weiteres herbeigezogen werden kann; bei vollkommen elastischen Körpern würde, wenn beide Gelenkhälften gleich wären und anderweitige Verwicklungen ausgeschlossen blieben, die bei der Senkung des Blattes gewonnene Expansionskraft der oberen Gelenkhälfte, wie leicht einzusehen, während der Hebung des Blattes auf die Hälfte der gemessenen Expansionsintensität zurückgehen. Mit Hülfe anderer Methoden würde man wohl die in der oberen Gelenkhälfte thatsächlich vor sich gehende Expansionsänderung ihrer Grösse nach etwas genauer bestimmen können, was indess augenblicklich kaum einen besonderen Werth hätte.

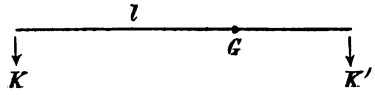
Nach dem Vorausgegangenen ist klar, dass das für die obere Gelenkhälfte gemessene Maximum der Expansionsänderung auch kein Maass für die endliche Ausdehnungskraft ist, welche der unteren Gelenkhälfte nach Wiederhebung des Blattes zukommt. Hingegen hat dann diese Gelenkhälfte nicht nur der antagonistischen Hälfte, sondern auch noch dem nicht unbedeutenden Druck das Gleichgewicht zu halten, welcher durch das Gewicht des Blattes bedingt und mit der Stellung dieses variabel ist. Andere bezüglich der täglichen und paratonisch hervorgerufenen Expansionsänderungen zu beachtende Umstände ergeben sich ohne weiteres, wenn das beachtet wird, was über den Antagonismus der Gelenkhälften bei periodischen Bewegungen mitgetheilt wurde.

Der so ansehnlichen Expansionskraft der Schwellgewebe müssen das Gefässbündel, resp. die passiv gedehnten Gewebecomplexe, das Gleichgewicht halten und in der That dürfte allein schon das Gefässbündel genügenden Widerstand leisten können. An dem, vom umgebenden Parenchym befreiten Gefässbündel eines Gelenkes bewirkte nämlich eine bis 420 Grm. getriebene Belastung, gegenüber geringerem in der Längsrichtung wirksamen Zuge, ein kaum nachweisbares Auseinanderrücken der Marken, welche mikrometrisch bei 40facher Vergrösserung gemessen wurden und jedenfalls war, wie die Entfernung des Uebergewichtes ergab, die Elasticitätsgrenze nicht überschritten. Den Erfolg grösserer Belastung habe ich nicht versucht, doch würde

auch schon bei der von mir angewandten stärksten Belastung jedes Quadr.-Millim. des Parenchyms, wenn der Querschnitt dieses im Gelenke 6,6 Quadr.-Millim. beträgt, einen Druck von 63,6 Grm. ausüben dürfen, ohne das Gefässbündel über die Elasticitätsgrenze zu dehnen.

Der Druck, welchen die untere Gelenkhälfte durch das Gewicht des Blattes erfährt, ergibt sich aus der Stellung dieses und dem mechanischen Moment des Blattes in Beziehung auf den im Gelenk liegenden Drehpunkt. Dieses statische Moment ist leicht zu finden, indem man das Blatt am Gelenk abschneidet und mit dieser Schnittfläche auf eine feststehende Unterlage, mit der Blattspitze aber auf den kurzen Arm (h') des Hebeldynamometers legt. Sei K (Fig. 7) das der hierbei beobachteten Ausbiegung entsprechende Gewicht und l die Entfernung der beiden Auflagepunkte, so ist Kl das fragliche statische Moment. Damit ist denn auch der Schwerpunkt des Blattes bestimmt, denn wenn G das in demselben vereint gedachte Blattgewicht und x die Entfernung des Schwerpunktes von dem einen Drehpunkt (K') ist, so ergibt sich aus $Gx = Kl$ dass $x = \frac{Kl}{G}$. Indem man die beiden Auflagepunkte des Blattes miteinander verwechselt, ist auch die Entfernung des Schwerpunktes von K direct festzustellen und somit eine Controle für die andere Bestimmung gewonnen. Bei der Ausführung befestigte ich längs der Mittelrippe einen 0,06 bis 0,09 Grm. wiegenden Draht, der an den der Spitze und der Basis des Blattes entsprechenden Stellen aufgelegt wurde. Da der Schwerpunkt des Drahtes in der Mitte seiner Länge liegt, so muss von dem gefundenen K das halbe Drahtgewicht subtrahirt werden. Sind die Beobachtungsobjekte nicht horizontal, sondern gegen die Verticale in einem Winkel a geneigt, so ist natürlich $Kl \sin a$ das statische Moment, welches den gegen die Gelenkhälfte ausgeübten Druck angibt.

Figur 7.



Ich beschränke mich hier darauf das Resultat einiger Bestimmungen des statischen Momentes bezüglich des Gelenkes zu geben, welches natürlich nach Grösse und Gewicht der Blätter sehr variabel ist. Für ein ziemlich kleines einfaches Bohnenblatt (vgl. Fig. 8) ergab sich das statische Moment zu 28,4 Grm.[1]), für ein kräftiges Blatt hingegen zu 101,5 Grm. und diesen vollen Druck hat also die untere Ge-

1) Dieses Blatt wog 0,92 Grm. und der Schwerpunkt kommt demnach, bei einer gesammten Länge des Blattes von 86 Millim., 30,8 Millim. vom Gelenke entfernt zu liegen.

lenkhälfte bei horizontaler Lage des Blattes auszuhalten, während derselbe bei verticaler Stellung Null und bei noch weiter gehender Nachtstellung bezüglich der unteren Gelenkhälfte negativ wird. Für das, freilich auch dickere Gelenk des Blattstieles eines einfachen oder gedreiten Blattes ist der gegen die untere Gelenkhälfte ausgeübte Druck meist noch wesentlich grösser. An einem kräftigen gedreiten Blatte wurde dieses statische Moment zu 282,3 Grm. bestimmt, wobei der Blattstiel mit der Verticalen einen Winkel von 45 Grad bildete und das Gewicht der drei Blätter in ihren respectiven Gelenken vereint angenommen worden war [1]). Bei horizontaler Stellung des Endblattes würde das mechanische Moment noch um 46,3 Grm. gesteigert werden und diesem ganzen statischen Momente muss, neben der Expansionskraft der oberen Gelenkhälfte, von der unteren Gelenkhälfte das Gleichgewicht gehalten werden, deren halbkreisförmige Fläche in unserem Falle 4,8 Quadr.-Millim. maass.

Figur 8.

Phaseolus vulgaris.

Ausserdem habe ich auch an dem sich Abends erhebenden Endblatt von Trifolium pratense den bei periodischen Bewegungen in der unteren Gelenkhälfte entwickelten Ueberdruck gemessen, indem das Endblatt, nach Entfernung der Seitenblättchen, in horizontaler Tagstellung am Dynamometer in bekannter Weise angelegt wurde. Der Blatthebelarm, d. h. die Entfernung zwischen Gelenk und Auflagepunkt des Drahtes, betrug in meinen Versuchen 40 bis 50 Millim. und um am Dynamometer einen Grad Ausbiegung hervorzurufen, war eine

1) Das Endblatt wog hier 1,2 Grm., die beiden Seitenblättchen zusammen 1,84 Grm. Die gerade Entfernung vom oberen Ende des Gelenkes bis zu den Gelenken der Seitenblätter betrug 110 Millim. und bis zum Gelenke des Endblattes 125 Millimeter. Das statische Moment des Blattstieles allein wurde zu 50 Grm. bestimmt.

Belastung des kurzen Hebelarmes mit 0,0118 Grm. nothwendig. Nach Verdunklung zwischen $5^1/_2$ und 6 Uhr Abends wurde der in der unteren Gelenkhälfte entwickelte Ueberdruck in 3 Versuchen gleich einem statischen Momente zwischen 3,6 und 7,9 Grm. gefunden. Da sich für die Fläche der unteren Gelenkhälfte (incl Gefässbündel) im Mittel 0,325 Quadr.-Millim. berechnen, so ergeben die angeführten Beobachtungen für 1 Quadr.-Millim. einen Druck von 11,1 bis 24,3 Grm. oder 1,1 bis 2,3 Atmosphären.

Die Blättchen von Trifolium pratense führen bekanntlich ansehnliche autonome Bewegungen aus. Um ein Maass für die Kraft, mit der diese angestrebt werden, zu erhalten, wurden Pflanzen Abends dunkel gestellt, am anderen Tage die im Dunklen vor sich gehenden Ausbiegungen am Dynamometer beobachtet, und nachdem dieses geschehen, das Endblatt vom Dynamometer entfernt und die Amplitude der autonomen Bewegungen bestimmt. Diese ergab sich zu 52 bis 102 Grad bei einer Schwingungszeit von 2 bis $2^3/_4$ Stunden und eben dieses Tempo wurde in den Hebungen und Senkungen des Dynamometerzeigers eingehalten. Den hierbei abgelesenen Ausbiegungen entspricht ein statisches Moment von 2,1 bis 6,7 Grm. Da nun die autonomen Bewegungen durch entgegengesetzte Expansionsänderung in den antagonistischen Gelenkhälften zu Stande kommen, so muss das beobachtete statische Moment auf den ganzen Querschnitt des Gelenkes (eigentlich nur des activen Gewebes) vertheilt werden. Der Querschnitt ergab sich (incl. Gefässbündel) im Mittel zu 0,66 Quadr.-Millim. und hiernach berechnet sich für das Quadr.-Millim. ein Druck von 3,1 und 10,3 Grm. oder 0,3 und 1 Atmosphäre. Je nachdem diese autonomen Bewegungen einer Receptionsbewegung, oder der täglichen periodischen Bewegung gleichsinnig oder entgegengesetzt sind, wird sich die Kraft dieser steigern oder vermindern.

Hohe Expansionskräfte kommen nicht allein in den Blattgelenken, sondern auch in anderen Gewebecomplexen vor und vielleicht wird nähere Untersuchung jene Kräfte, etwa in Stengeln, von gleicher Intensität wie in den Gelenken kennen lernen. So fand Hofmeister[1]), dass ein beim Isoliren verkürzter Holzstreif aus einem jungen Spross von Vitis zur Dehnung auf zuvorige Länge eines Gewichtes bedurfte, welches einem Druck von 2,37 Atmosphäre entsprach und hieraus ist auf ansehnliche, in den positiv gespannten Gewebeschichten entwickelte Ausdehnungskraft zu schliessen. Nicht nur aus solchen Versuchen,

1) Flora 1862, p. 151 und Pflanzenzelle p. 276.

sondern auch aus den ansehnlichen Gewichten, welche horizontal gelegte und sich negativ geotropisch krümmende Pflanzentheile zu heben vermögen, geht hervor, dass beim Wachsthum sehr ansehnliche Expansionskräfte im Spiele sein können. Dieses ist nach Analogie mit Gelenken auch für die periodischen Bewegungen nutirender Blattorgane zu vermuthen, doch ist einleuchtend, dass für diese mit Hülfe des Hebeldynamometers ein einigermassen brauchbares Resultat nicht wohl zu erhalten ist, weil eben die Expansionskraft zum Wachsthum verwandt wird und dieses auch in Folge passiver Dehnung gefördert werden kann[1]), weshalb ich auch von vornherein auf entsprechende Versuche mit diesen Objekten Verzicht leistete. Eine nähere Kenntniss der beim Wachsthum thätigen Expansionskräfte ist erst von ferneren Untersuchungen, welche übrigens bei gehöriger Umsicht zu interessanten Aufschlüssen führen können, zu erwarten.

Eine ansehnliche, mindestens dem Druck von 1 Atmosphäre gleichkommende Expansionskraft, wird in den reizbaren Staubfäden von Cynara Scolymus entwickelt[2]). Bei diesen führt sich, wie von mir nachgewiesen wurde, die Ausdehnungskraft auf hydrostatischen Druck des Zellinhaltes zurück, wie denn auch bei Mimosa pudica die Reizbewegung auf einer mit Wasseraustritt verbundenen Verminderung des Zellenturgors in der unteren Gelenkhälfte beruht. Um zu erfahren, wie viel hierbei diese Gelenkhälfte an Expansionsintensität verliert, resp. bei Ausgleichung des gereizten Zustandes wieder gewinnt[3]), stellte ich einige Versuche mit dem Hebeldynamometer an, indem ich diesem den Hauptblattstiel auflegte und dessen Gelenk nach gehöriger Zwischenzeit derartig reizte, dass in den Gelenken der secundären Blattstiele und der Blättchen keine Reizauslösung hervorgerufen wurde. Neun solcher, mit 4 Pflanzen angestellter Versuche, ergaben Ausbiegungen zwischen 4,2 und 9,4 Grad (1 Grad = 0,125 Grm.), aus denen die Expansionsintensität der unteren Gelenkhälfte, unter Berücksichtigung der Fläche dieser und der Neigung des Blattstieles, berechnet werden kann. Die angegebenen Extreme wurden mit demselben Blatte gewonnen, dessen Stiel vom Gelenke bis zum Auflagepunkt 57 Millim. maass und in einem

1) Werden an ihrer Bewegung gehinderte Blätter verdunkelt, so tritt doch eine Beschleunigung des Wachsthums ein.

2) Siehe meine Physiol. Untersuchungen, p. 124.

3) Ein annäherndes Maass der in den Gelenkhälften von Mimosa vorhandenen Expansionskraft gewann Bert, indem er die obere Gelenkhälfte wegschnitt und versuchte, wie viel Gewicht nöthig war, um den aufgerichteten Blattstiel in seine frühere Lage zurückzuführen. Mémoir. d. l'Academie d. Bordeaux 1866, p. 23 d. Separatabdruckes.

Winkel von 45 Grad gegen die Verticale geneigt war. Aus diesen Angaben berechnet sich für die angeführten Ausbiegungen als statisches Moment, bezüglich des im Gelenk liegenden Drehpunktes, 47,4 resp. 21,2 Grm. Die Fläche der unteren Gelenkhälfte (incl. Gefässbündel) ist bei einer Breite von 1,8 Millim. und einer Höhe von 0,9 Millim., 1,01 Quadr.-Millim. und wenn man den Mittelpunkt der Expansionskräfte sogar am Ende der kurzen Achse, also an der Aussenfläche annimmt, so ergibt sich für das Quadr.-Millim. immerhin ein Druck von 52 und 23,5 Grm. oder 5 und 2,3 Atmosphären.

Eine, wenn auch nur ungenaue Bestimmung der zunehmenden, sowie der totalen Expansionskraft eines Gelenkes würde bei Beachtung des Biegungspfeiles möglich sein. Die Formel der Biegungselasticität [1] $\alpha = \frac{4P}{E} \cdot \frac{l^3}{be^3}$ zeigt, dass wenn Länge (l), Breite (b) und Höhe (e) unverändert bleiben, wie das bei Expansionsänderungen in Gelenken jedenfalls annähernd zutreffen wird, und das ziehende Gewicht (P), sowie der Biegungspfeil (α) bekannt sind, der Elasticitätscoefficient (E), oder was in unserem Falle dem entspricht, die Expansionskraft gegeben ist. Da indess das für elastische Körper geltende nicht ohne weiteres auf die Gelenke übertragen werden kann, so ist der Werth der auf diesem Wege gewonnenen Bestimmungen fraglich, und will ich es auch bei diesem kurzen Hinweis bewenden lassen.

VI. Innere Ursachen der Bewegungen.

Die Mechanik der Variations- und Nutationsbewegungen lässt sich vollkommen aus Expansions- resp. Wachthumsänderungen antagonistischer Gewebecomplexe erklären, ohne dass die diesen Vorgängen zu Grunde liegenden inneren Ursachen bekannt sind. Ueber diese ein endgültiges Urtheil zu fällen, bin ich nicht in der Lage und soll in diesem Kapitel auch nur gezeigt werden, was sich auf Grund der vorliegenden Erfahrungen behaupten oder vermuthen lässt. Eine solche Sachlage forderte aber auch gebieterisch, dass ich mich bei der Darlegung der Bewegungserscheinungen streng an die nächste Ursache dieser, die Expansionsänderung von Gewebecomplexen hielt, deren Zurück-

1) Wüllner, Physik II. Aufl. Bd. I, p. 202. — Diese Formel gilt eigentlich nur für rechteckigen Querschnitt, doch ist der Biegungspfeil, wenigstens bei symmetrischem Querschnitt, nur in sehr geringem Grade von der Form des Querschnittes abhängig. Vgl. Clebsch, Theorie d. Elasticität fester Körper 1862, p. 106.

führung auf in der Zelle sich abwickelnde Vorgänge eben eine Frage für sich ist.

Hofmeister[1]), welcher bekanntlich die periodischen Bewegungen, und die Spannungsverhältnisse überhaupt, durch Imbibitionszustände der Zellwand zu erklären versuchte, hat thatsächlich nur gezeigt, dass sich diese Zustände durch gewisse Eingriffe ändern, was aber auch an todten Membranen geschieht, dafür aber, dass solche Aenderungen den Bewegungs- und allgemein den Spannungserscheinungen zu Grunde liegen, sind Beweise und Wahrscheinlichkeitsgründe nicht beigebracht[2]). Letztere sprechen vielmehr eher dafür, dass, wie es z. B. Brücke[3]) und Sachs[4]) annehmen, Variation des Turgors Zunahme, resp. Abnahme der Expansionskraft bedingt, aber erwiesen ist auch diese Hypothese durchaus nicht. Nothwendig muss natürlich ein hoher Zellenturgor in zartwandigen Geweben vorhanden sein, wenn diese einen ansehnlichen Druck ausüben sollen[5]), dessen Aenderung aber deshalb doch nicht von Variation des Turgors bedingt zu sein braucht, wie ja auch nicht aus der thatsächlich in den Membranen vorhandenen Spannung ein Schluss auf die Schwankungen der Ausdehnungskraft in Gewebecomplexen gemacht werden kann.

Aus Imbibitionsänderungen der Zellhaut suchte Hofmeister auch die Reizbarkeit gewisser Pflanzentheile zu erklären, während, wie von mir nachgewiesen, bei der Reizbewegung, ohne Elasticitätsänderung der Membran, Flüssigkeit in Folge verminderten Filtrationswiderstandes der Membran oder, was wahrscheinlicher, des Primordialschlauches aus den Zellen hervorgepresst wird, deren Turgor sich also ändert[6]). Sofern es sich allein um die Expansionskraft handelt, ist hier der vom Zellinhalt gegen die Wandung ausgeübte Druck als Ursache festgestellt, vollkommen entschieden sind nur nicht die Modalitäten, welche die Aenderungen des Turgors bedingen. Wie hier müssen auch bei den periodischen Bewegungen die der Expansionskraft, resp. deren Variation direct zu Grunde liegenden Ursachen, von den diese Ursachen bedingenden inneren Zustandsänderungen sorgfältig getrennt gehalten werden; letztere könnten verschieden sein, wenn auch erstere vollkommen übereinstimmen. So würde z. B. die rapide und vorüber-

1) Pflanzenzelle §. 32 u. 38.

2) Die Bewegungen der Oscillarien fordern eine andere als passive Betheiligung der Membran nicht mit Nothwendigkeit.

3) Müller's Archiv 1848, p. 454.

4) Lehrbuch IV. Aufl., p. 852.

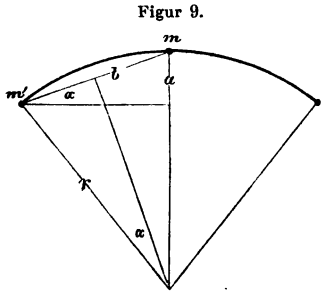
5) Vergl. Sachs, Lehrbuch IV. Aufl. p. 757.

6) Siehe meine Physiol. Untersuchungen p. 133 ff.

gehende Zunahme von Expansion und Wachsthum, wie sie der Act der Verdunklung hervorruft[1]), in gleicher Weise auf Vermehrung des hydrostatischen Druckes in den Zellen beruhen können, wie die allmählichere Zunahme, welche Expansion und Wachsthum bei Lichtabnahme deshalb erfahren, weil sie sich auf das dem neu hergestellten äusseren Verhältnisse entsprechende constante Maass begeben. Wenn dem aber so sein sollte, dann müssen die inneren Zustandsänderungen, welche die Variation der Turgors bedingen, in beiden Fällen andere sein. Der Act der Verdunklung würde dann wie eine auslösende Kraft aufzufassen sein, welche eine im Verhältniss zu dieser sehr grosse Kraftmenge schnell in Action setzt, wie solches z. B. geschieht, wenn ein Funke eine Pulvermasse entzündet, während es sich im anderen Falle um Herstellung bei gleicher äusserer Bedingung constant bleibender Veränderungen handelt. Es ist wohl zu beachten, dass für die eben behandelten Fragen die Möglichkeit der Beantwortung jedenfalls zugegeben werden muss, weil es sich ja einfach um Erkennung von Vorgängen handelt, welche sich bei historisch gegebener Eigenthümlichkeit des Mechanismus in Folge äusserer Beeinflussung abwickeln.

Die bis zu 7 Atmosphären gefundene Expansionskraft kann sehr wohl als hydrostatischer Druck in Zellen mit elastischen Membranen bestehen, indem die Widerstandsfähigkeit von Kugelflächen umgekehrt proportional dem Radius ist. Am leichtesten ist dieses zu erweisen, indem man beachtet, dass Zerreissung eintritt, wenn die zwischen aneinandergrenzenden Molekelen bestehende Cohäsionskraft durch in Flächenrichtung thätigen Zug überwogen wird. Seien nun in Fig. 9 m und m' zwei Molekelen, und stelle deren Sehne zugleich einen in der Flächenrichtung wirkenden Zug dar, so hat man für die radiale Componente dieser $a = b \sin \alpha$ und da auch $\sin \alpha = \frac{1/2\, b}{r}$, so ist $a = \frac{b^2}{2r}$, d. h. die Kraft, welche dem von Innen her wirkenden radial gerichteten Druck entgegensteht, wächst umgekehrt wie der Radius des Flächenstückes. Influirt nun auch bei geringer Grösse der Zellen die Capillarität in einer nicht bestimmt anzugebenden Weise, so steht doch so viel jedenfalls fest, dass mit abnehmendem Radius die Widerstandsfähigkeit derselben Membran in hohem Grade

Figur 9.



[1]) Siehe diese Arbeit p. 93

wächst. Mässig starkes Pergamentpapier dem, wenn es von Wasser durchdrungen ist, verhältnissmässig geringe Widerstandsfähigkeit zukommt, zerriss in einem Versuche, während es allseitig von Wasser umgeben war, erst unter dem Druck einer Quecksilbersäule von 82 Centimeter und zwar hatte das Flächenstück unmittelbar vor der Zerreissung einen Krümmungsradius von 13 Millim. Hiernach wäre, von Capillarwirkung und anderen influirenden Verhältnissen abgesehen, zur Zerreissung einer aus diesem Material gebildeten Kugel von 0,04 Millim. Radius [1]) durch von Innen her wirkenden hydrostatischen Druck eine 350,6 Atmosphären entsprechende Druckkraft nöthig.

Nach Obigem wird man nun auch begreiflich finden, dass bei der geringen Grösse der Zellen elastische Membranen, wie sie sich in den Gelenken finden, ansehnliche Druckkräfte aushalten können, um so mehr, als diese Zellhäute augenscheinlich eine sehr grosse Cohäsionskraft besitzen [2]). Wo aber Zellen einseitig starken Druck erfahren, z. B. an den Intercellularräumen und an den der Peripherie des Organes angrenzenden Partien, kommt den betreffenden Flächenstücken auch stets ein geringer Krümmungsradius zu. Die faktische Existenz von einem sehr hohen hydrostatischen Druck zeigen uns die Zellen des Gelenkes von Mimosa pudica, indem bei diesen die zur Ausgleichung des gereizten Zustandes nothwendige und bis zu 5 Atmosphären gehende Expansionskraft nachgewiesenermassen durch Zunahme des hydrostatischen Druckes zu Stande kommt. Dieser wird aber bei den reizbarsten Zellen noch wesentlich mehr als um 5 Atmosphären variiren und zudem ist ja bei der Reizung der Turgor nur vermindert, nicht aufgehoben [3]).

Würden die hohen Expansionskräfte durch Imbibition in der Zellwandung entwickelt werden, so führt die Umrechnung der gemessenen Kräfte auf die Flächeneinheit der Membran natürlich zu ungleich

---

1) Eine solche Grösse kommt etwa im Mittel den Zellen eines Bohnengelenkes zu.

2) Mittheilbare Erfahrungen fehlen mir hierüber. Wenn ein Staubfaden von Cynara Scolymus bei 10 Grm. Belastung zerreisst, so berechnet sich unter der Annahme, dass die Querschnittsfläche 0,066 Quadr.-Millim. betrage und $^1/_{20}$ dieser Zellhaut sei, der zur Zerreissung von 1 Quadr.-Millim. Zellhautsubstanz nöthige Zug zu 2424 Grm. (234 Atmosphären). — Bezüglich der dieser Rechnung zu Grunde liegenden Bestimmungen vgl. meine Physiol. Untersuchungen p. 116 u. 119. — Siehe auch die mittlerweile erschienene Abhandlung Schwendener's, Das mechanische Princip im Bau der Monocotylen u. s. w. (Leipzig, 1874.)

3) Der hohe hydrostatische Druck steigert die Absorptionsfähigkeit für Gase und kann somit auf chemische Processe, bei denen Gase im Spiele sind, wesentlich influiren. Aber auch sofern es sich um nicht gasförmige Körper handelt, wird möglicherweise der hohe hydrostatische Druck chemische Vorgänge bestimmen oder modificiren können.

höheren Werthen. Nach einer annähernden Berechnung nimmt auf dem Querschnitt einer Gelenkhälfte von Phaseolus, bei Zugrundelegung der schon früher angenommenen Dimensionen des Gelenkes, die Wandungsfläche des Parenchyms (excl. Cuticula) 0,05 Quadr.-Millim. ein und wenn die für 1 Quadr.-Millim. Gelenkquerschnitt zu 70 Grm. bestimmte Expansionskraft ausschliesslich ihren Sitz in den Parenchymwandungen hätte, so müsste sie für die Flächeneinheit dieser 140 Grm. (nahezu 140 Atmosphären) betragen. Da eine solche Kraft durch Imbibition zu Stande kommen könnte, so ist klar, dass nach der Grösse der gemessenen Expansionskraft nicht beurtheilt werden kann, ob hydrostatischer Druck oder Imbition der Wandungen die periodischen Bewegungen veranlasst. Die zarten Wandungen könnten freilich, ohne von einem gewissen Turgor unterstützt zu sein, gegen eine Widerlage keine starke Pressung ausüben, weil sie eben ihrer geringen Dicke halber Faltungen bilden würden.

Die vollkommene Elasticität der Wandungen bei der Dehnung, welche sie durch Krümmung des Gelenkes erfahren, folgt ohne Weiteres daraus, dass hierbei kein Wachsthum stattfindet. Uebrigens ist zu beachten, dass die Zellen der positiv gespannten Gewebe in der Längsrichtung mehr oder weniger zusammengepresst sein können und die Membran dann in geringerem Maasse wirklich gedehnt wird, als es die Krümmung des Gelenkes erfordert. Die durch Turgor bedingte ansehnliche Dehnung der elastischen Membranen kann man leicht durch Aufhebung jenes an Schnitten aus den Gelenken nachweisen, eine nähere Bestimmung der Grösse dieser Dehnung war aber unter den im Gelenk obwaltenden Verhältnissen für mich von keinem Werth.

Findet nun auch bei der unter normalen Verhältnissen zu Stande kommenden Dehnung kein Wachsthum der Membranen statt, so kann doch solches bei excessiver Dehnung, wenigstens in gewissen Gelenken, hervorgerufen werden. Dieses geschieht z. B. an den Blattstielgelenken von Phaseolus vulgaris, welche für gewöhnlich ziemlich gerade sind und bei ihren, mit kleinerer Amplitude vor sich gehenden periodischen Bewegungen nur geringe Incurvation erfahren, während sie in Folge von Umkehrung sich sehr stark negativ geotropisch krümmen [1]). Zwar die Länge der neutralen Achse ist in Folge des Widerstandes des Gefässbündels unverändert geblieben, wenn die Blattstiele nach Wiederaufrichtung der Pflanze ihre frühere Lage annähernd wiedergewannen,

---

1) Vgl. die Abbildung Fig. 8 und Sachs Experimentalphysiologie p. 105, Fig. 12 *b*.

aber die jetzt hervortretenden ansehnlichen Faltungen auf der morphologischen Oberseite sind untrügliches Zeichen einer gewissen Verlängerung der Zellwandung, also eines Längenwachsthums, das hier zweifellos die Folge excessiver Dehnung war. Beachtet man, dass diese Faltungen nur sehr schwach ausfallen, wenn die Gelenke während eines Tages in ihrer durch negativen Geotropismus erlangten Stellung verharren, dass dieselben aber bei mehrtägiger Dauer dieser Stellung ansehnlicher werden, so kann man weiter behaupten, dass zwar sogleich eine gewisse Verlängerung der Membranen durch Dehnung über die Elasticitätsgrenze erzielt wurde, mit Anhalten dieser Dehnung aber und als Folge derselben, ein mit Substanzzunahme verbundenes Wachsthum stattfand, denn nur so finden die namhaft gemachten Erscheinungen befriedigende Erklärung.

Die ersten periodischen Bewegungen jugendlicher Gelenke führen uns Wachsthumserscheinungen vor[1], wie sie auch in der Bewegungszone nutirender Blattorgane zu Stande kommen würden, wenn, wie es nachweislich in den jungen Gelenken der Fall ist, das Gefässbündel einen erheblicheren Widerstand leistete und die Membranen eine gewisse Elasticität besässen. In der That ergibt die Bewegungszone mancher nutirender Blattorgane mit dem Alter eine gewisse Annäherung an das, was die Gelenke in ihrer Jugend zeigten, indem nun jedesmal die antagonistische Hälfte, nach welcher hin die periodische Bewegung gerichtet ist, eine gewisse Verkürzung erfährt.

Die Erfahrungen an negativ geotropisch sich krümmenden Blattstielgelenken von Phaseolus und an jugendlichen Gelenken zeigen völlig klar, wie Flächenwachsthum der Membran durch deren Dehnung über ein gewisses Maass hervorgerufen wird und dieses Maass dürfte, wie wir vermuthen können, mit Ueberschreitung der Elasticitätsgrenze gegeben sein. Zu gleichem Schluss führt auch der Vergleich zwischen Variations- und Nutationsbewegungen. In diesen Fällen ist die Annahme von Sachs[2], dass Flächenwachsthum der Membran, d. h. Einschiebung neuer Molekeln, durch Dehnung vorbereitet und bedingt werde, geradezu vollkommen erwiesen, mag auch die Expansionskraft, welche mit der Dehnung die Entfernung der Molekeln zu Stande bringt, sein welche sie wolle. Hiernach ist es eigentlich selbstverständlich, dass auch eine allein durch hydrostatischen Druck bedingte und unter den specifischen Verhältnissen ausreichende Dehnung Wachsthum hervorrufen kann, wie solches an Spirogyra-Fäden direct nachzuweisen ist.

1) Diese Abhandlung p. 5.
2) Lehrbuch 4. Aufl. p. 762.

Bei Verletzung einer Zelle wölbt sich die Querwand der anstossenden Zelle sogleich convex nach Aussen, und wie wohl Jedem der Algen beobachtete bekannt ist, kann durch Hervorwachsen der Querwand weiterhin eine in normaler Weise fungirende Scheitelzelle entstehen. Freilich könnte man hier noch glauben, die Ursache des hervorgerufenen Wachsthums liege in der mit der Verletzung gegebenen einseitigen Berührung der Querwand mit reinem Wasser, allein eine solche Annahme wird dadurch widerlegt, dass an zwei aneinanderstossenden ungleich turgescirenden Zellen die Querwand sich nicht nur sofort nach der Seite des geringsten Druckes wölbt, sondern auch mit der Zeit ein gewisses Wachsthum erfährt [1]). Dass dieses geschieht, kann ich freilich nur, aber mit Gewissheit aus Beobachtungen schliessen, welche an unter normalen Verhältnissen gehaltenen Algenfäden gesammelt wurden, man würde aber das Gleiche auch an derselben Zelle verfolgen können, wenn man im Stande ist, den Turgor einer Zelle dauernd geringer als den der angrenzenden Zelle zu halten. Die Hervorwölbung der Querwand ist hier ausschliesslich Folge des hydrostatischen Druckes und da, wenn dieser auf beiden Seiten gleich stark ist, Wachsthum der Querwand nicht zu Stande kommt, so ist eben das Wachsthum durch die Dehnung bedingt [2]). Es ist wohl kaum nöthig hervorzuheben, dass diese Dehnung immer nur eine Componente des ganzen Wachsthumsvorganges darstellt, und dass z. B. beim Dickenwachsthum der Zellhaut, diese, in anderen Fällen bedingende Componente, gar nicht, oder wenigstens nicht in dem Sinne wie bei passiver Dehnung der Membran im Spiele ist.

Mit der Thatsache, dass durch hydrostatischen Druck hervorgebrachte Dehnung Ursache des Wachsthums sein kann, ist selbstverständlich nicht festgestellt, dass auch das durch vermehrte Expansion bei periodischen Nutationsbewegungen zu Stande kommende Wachsthum Folge von Zunahme des Zellenturgors ist, da ja durch Imbibition der Membran gleichfalls eine Dehnung dieser bewirkt werden könnte.

1) Es ist dieses nach Aufhebung des Turgors leicht zu constatiren. Dabei ist aber zu beachten, dass in Folge geringer Abnahme des Querdurchmessers der Zellen alle Querwände sich ein wenig einseitig hervorwölben oder Falten schlagen. Die erste Hervorwölbung der Querwand bei Verletzung einer Zelle fällt zum allergeringsten Theil auf elastische Dehnung, sondern ist wesentlich dadurch bedingt, dass die durch Zusammenstossen von Seiten- und Querwand gebildete Kante, in Folge des allseitig gleich starken hydrostatischen Druckes, nach Innen gezogen, der Querdurchmesser an dieser Kante also verringert wird. — Siehe hierüber Nägeli und Schwendener, Mikroskop. p. 408.

2) Hierher gehört auch das Hervorwachsen der Zellen bei Callusbildung und bei Bildung der Tüllen.

Ob hierdurch oder durch den von dem Zellinhalt gegen die Wandung ausgeübten Druck die Aenderung von Wachsthum, resp. Expansionskraft hervorgerufen wird, lässt sich nach den mir zu Gebote stehenden Versuchen nicht entscheiden, doch scheint mir letzteres weit wahrscheinlicher. Ständen Objekte zur Verfügung an denen sich, wie bei der Reizbewegung der Staubfäden von Cynareen, die bei einer Variationsbewegung zu Stande kommende Volumenänderungen der Zellen und gleichzeitig die Elasticitätsverhältnisse der Membran controliren liessen, so dürfte die obige Alternative zu beantworten sein. Die Cynareenstaubfäden führen, wenn überhaupt, so geringe periodische Bewegungen aus, dass sie für besagten Zweck unbrauchbar sind, an Gelenken ist aber die Controlirung der Volumenänderung einer Wulsthälfte an und für sich schwierig und zudem zu einer maassgebenden Entscheidung unserer Fragen schon deshalb nicht zu verwenden, weil sich hier die Elasticität der Zellmembranen mit einiger Sicherheit nicht wohl feststellen lässt. Zunahme oder Abnahme des Rauminhaltes gestattet allein keine Schlussfolgerungen, da solche Schwankungen auch eintreten müssen, wenn der durch die Membran auf den Zellinhalt ausgeübte Druck sich vermindert. Hiernach allein schon ist klar, dass bezüglich der Betheiligung der Zellhaut oder des gegen diese von Innen heraus wirkenden Druckes, die Kenntniss von Eintritt, resp. Austritt von Flüssigkeit in eine Gelenkhälfte[1]) kein Urtheil gestattet und habe ich deshalb auch nicht versucht die Volumenänderung der Gelenkhälften bei periodischen Bewegungen zu bestimmen.

Die Möglichkeit, dass durch Beleuchtungswechsel Zustandsänderungen in den Membranen hervorgerufen werden, lässt sich unter Beachtung des Heliotropismus einzelliger Organe[2] jedenfalls nicht leugnen und ebenso ist eine Beeinflussung der Membran durch Temperaturschwankungen möglich, weil sich ja auch die Elasticität und die Widerstandsfähigkeit todter Körper mit der Temperatur ändert. Die eben genannten äusseren Eingriffe könnten offenbar in zweierlei Weise auf die Zellhaut influiren, nämlich diese entweder einfach dehnbarer resp. widerstandsfähiger machen oder die Expansionskraft selbst ändern, denn auch im ersteren Falle würde die gemessene Ausdehnungskraft

1) Ueberführung von Flüssigkeit aus der concav werdenden in die convex werdende Hälfte eines Gelenkes wird z. B. von Unger angenommen. Grundlinien d. Anat. u. Physiologie 1866, p. 162.

2) Vgl. diese Abhandlung p. 63. Die Ueberverlängerung etiolirender Internodien kann nur bedingungsweise hierher gezogen werden, sofern nämlich thatsächlich kein Mangel an zum Wachsthum der Membran nöthigen Nährstoffen vorliegt.

der Gewebecomplexe steigen, doch macht die mit den Receptionsbewegungen Hand in Hand gehende ansehnliche Schwankung der Biegungsfestigkeit in Gelenken die erstere Alternative wenigstens unwahrscheinlich. Wenn aber der bei periodischen Bewegungen massgebende Faktor der vom Zellinhalt gegen die Membran ausgeübte Druck ist[1], so kann die Variation dieses durch Aenderung des Filtrationswiderstandes des Primordialschlauches, resp. der Zellhaut, oder durch Variation der wasseranziehenden Kraft des Zellinhaltes bedingt sein[2]. Bezüglich letzterer ist zu beachten, dass das Protoplasma, weil es allseitig die Zellhaut auskleidet und durch den umschlossenen Zellsaft eine Widerlage findet, durch Imbibition einen gegen die Wandung wirkenden Druck zu Stande bringen kann, sofern die Imbibitionsflüssigkeit nicht der Zellflüssigkeit entnommen wird und einige andere Bedingungen erfüllt sind. Wie gross die durch endosmotische Wirkung von Inhaltsstoffen mögliche Druckkraft unter den in der Pflanzenzelle gegebenen Verhältnissen ausfallen kann, hierüber lässt sich noch nichts Bestimmtes sagen, da die mit thierischen Membranen oder mit Pergamentpapier gewonnenen Erfahrungen durchaus keinen Maassstab abgeben können, doch hoffe ich in dieser Beziehung durch weitere Untersuchungen Klarheit zu gewinnen[3]. Wenn auch in den angedeuteten Verhältnissen, oder in Combinationen dieser, die Ursache der bei periodischen Bewegungen entwickelten Expansionskräfte wohl sicher zu suchen sein dürfte, so lässt sich doch augenblicklich keine bestimmte Entscheidung treffen und ob dieses, bei der ungemeinen Schwierigkeit des Gegenstandes, in allseitig aufklärender Weise sobald gelingen wird, muss man dahin gestellt sein lassen.

Ehe die bei periodischen Bewegungen in den Zellen sich abwickelnden Vorgänge einigermassen aufgeklärt sind, kann natürlich nicht entschieden werden, welche specifischen, durch Licht oder Wärme direct hervorgerufenen Vorgänge die Expansionsänderung in vielleicht nur sehr mittelbarer Weise bedingen. Man kann sich wohl Compli-

1) Wenn Batalin (Flora 1873, p. 152) glaubt Turgescenzänderungen spielten bei den periodischen Bewegungen keine Rolle, weil Einpressen von Wasser in die Gewebe keine entsprechende Bewegung hervorruft, so zeigt sich hierin ein vollständiges Verkennen der zu beachtenden Vorgänge. Denn in jedem Falle wird hier erst durch specifische Veränderungen in der Zelle deren Fähigkeit in höherem Grade zu turgesciren bedingt.

2) Beeinflussung der Protoplasmabewegungen durch Beleuchtungswechsel sind bei Zellen und bei Myxomyceten bekanntlich nachgewiesen. Vgl. Sachs Lehrbuch 4. Aufl., p. 720.

3) Nachträgliche Bemerkung. Mittlerweile ist es mir gelungen die hohen hydrostatischen Druckkräfte in Zellen erklären und nachmachen zu können.

cationen denken, welche es mit sich bringen, dass Erhellung nicht umgekehrt wie Verdunklung [1]), ebenso Zunahme der Temperatur nicht umgekehrt wie Abnahme wirken, jedoch ist eine Discussion solcher und ähnlicher Eventualitäten bei der derzeitigen Sachlage ohne Werth. Dass übrigens Assimilation, oder Bildung endosmotisch wirksamer Stoffe durch vom Licht abhängige Stoffmetamorphosen, nicht die Ursache sind, weshalb Blattorgane nach kurzer Beleuchtung wieder auf Verdunklung reagiren, wird unter Beachtung mitgetheilter Verhältnisse einiges Nachdenken leicht ergeben können.

Die im Inneren der Zellen sich abwickelnden Vorgänge sind nicht nur bei den paratonischen und täglichen periodischen, sondern auch bei den autonomen Bewegungen und Nachwirkungsbewegungen noch nicht aufzuklären. Die Nachwirkungsbewegungen resultiren offenbar aus zwei Componenten, dem constanten Streben nach Gleichgewichtslage und aus dem erhaltenen Anstoss, und dieses beachtet, verlieren die Nachwirkungsbewegungen wenigstens das Wunderbare was sie dem ersten Blick wohl darbieten mögen.

Nach dem am Eingang dieses Kapitels und dem bei früherer Gelegenheit Gesagten [2]), habe ich kaum nöthig noch besonders hervorzuheben, dass die Expansionskräfte bei Reizbewegungen und täglichen periodischen Bewegungen eventuell auf gleiche Weise zu Stande kommen könnten, dann aber die inneren Vorgänge, welche die Expansionsänderung bedingen, verschieden sein müssen. Jedenfalls sind beide Bewegungen, weil mindestens in letzterer Instanz verschieden begründet, sorgfältig auseinanderzuhalten, wie sie ja auch unabhängig von einander ausgeführt werden. Die Fortdauer der periodischen Bewegungen nach Erlöschen der Reizbarkeit zeigt Mimosa pudica bei Aufenthalt im Dunklen, indem die Reizbarkeit früher erlischt, ferner, wie aus Bert's [3]) Versuchen hervorgeht, bei mässiger Einwirkung von Aetherdämpfen und in schlagender Weise bei fortgesetzten Stössen

1) Vergl. diese Abhandlung p. 96.

2) Siehe meine Physiol. Untersuchungen p. 152.

3) Mémoir. de l'Academ. de Bordeaux 1866, p. 30 d. Separatabdruckes. — Aehnliches Resultat erhielt auch Heckel (Compt. rend. 1874, Bd. 78 p. 856 u. 985) mit Staubfäden von Berberis und Ruta; letztere führten nämlich ihre Nutation aus, während bei gleicher Einwirkung von Aetherdämpfen oder ähnlich wirkenden Stoffen die Staubfäden von Berberis nicht reizbar waren. Beiläufig sei hier bemerkt, dass der eben genannte Autor eine active Contraction des Protoplasmas als Ursache der Reizbewegung ansieht und zwar weil er an in Glycerin gelegten Schnitten das Protoplasma contrahirt sah! Ansichten, welche auf so überaus grobe Fehler basirt sind, bedürfen einer Widerlegung natürlich nicht und ist es unter solchen Umständen auch gleichgültig, wenn die Arbeiten Anderer falsch verstanden

gegen die reizbare Gelenkhälfte. Als ich nämlich in Intervallen von 5 bis 15 Secunden leichte Stösse gegen die untere Hälfte des Blattstiel und Stengel verbindenden Gelenkes wirken liess [1]), war die Reizbarkeit dieses dauernd aufgehoben, der Blattstiel aber führte die täglichen periodischen Bewegungen in gewöhnlicher Weise aus.

Den periodischen Bewegungen der Blattorgane liegen wohl fraglos dieselben inneren Vorgänge zu Grunde, wie der Periodicität der Gewebespannung und des Wachsthums und voraussichtlich ist mit Kenntniss dieser auch die Periodicität des Saftausflusses erklärt; umgekehrt wird aber auch ein Zurückführen dieser letzteren auf die in den Zellen sich abwickelnden Vorgänge, die Ursachen der periodischen Spannungs- und Wachsthumserscheinungen erhellen können. Ein vergleichendes Studium aller dieser periodischen Erscheinungen dürfte überhaupt geeignet sein über die Vorgänge in den Zellen einiges Licht zu verbreiten.

VII. Einfluss von Temperaturschwankungen.

Die meisten der sich periodisch bewegenden Blattorgane reagiren überhaupt schwach oder doch nur unter bestimmten Bedingungen ansehnlicher auf Temperaturschwankungen, während manche Blüthen, wie die von Crocus und Tulipa, zu allen Tageszeiten auf Temperaturabfall eine erhebliche Schliessungsbewegung, auf Temperatursteigerung eine ansehnliche Oeffnungsbewegung ausführen [2]). Wie ich nachwies, kommen diese Bewegungen, in analoger Weise wie die durch Beleuchtungswechsel hervorgerufenen Receptionsbewegungen, durch beschleunigtes Wachsthum je einer antagonistischen Hälfte zu Stande, während gleichzeitig das Wachsthum der anderen Hälfte retardirt wird. Thatsächlich wird also stets das Wachsthum der Zellen eines Gewebecomplexes gehemmt, während das Wachsthum des antagonistischen Complexes gleichzeitig gefördert wird [3]), aber dieses Verhalten ist nur Resultirende

---

werden. (Siehe l c. und ebenda, Bd. 79, p. 922.) — Wenn ich früher (Physiol. Unters. p. 138) unentschieden lassen musste, ob sich der Primordialschlauch bei einer Reizung von der Zellwand abhebe, wenn diese an ihrer elastischen Contraction gehindert wird, so haben mir später angestellte Versuche die Gewissheit ergeben, dass eine derartige Contraction des Protoplasmas nicht stattfindet.

1) In der in meinen Physiolog. Untersuchungen p. 57 angegebenen Weise.

2) Untersuchungen über Oeffnen und Schliessen der Blüthen in meinen Physiol. Untersuchungen p. 181 ff.

3) Pfeffer, l. c., p. 212. Meiner früher ausgesprochenen Ansicht, dass die Temperaturschwankungen das Wachsthum der Zellen in den antagonistischen Ge-

aus ungleichsinnigen Componenten und die Temperaturschwankungen für sich wirken, so wie ich es für Helligkeitsschwankungen nachwies, gleichsinnig auf das Zellenwachsthum der antagonistischen Gewebe. Die ungleich schneller eintretende Beschleunigung des Wachsthums in einer Hälfte, die hierdurch und durch den Widerstand passiver Gewebe bei der Incurvation der Bewegungszone zu Stande kommende Compression sind, wie auch bei den durch Beleuchtungswechsel hervorgerufenen Receptionsbewegungen[1], Ursache des namhaft gemachten Verhaltens; die Compression und das angestrebte Wachsthum sind eben die entgegengesetzt wirkenden Componenten.

Die Vorgänge, durch welche die Bewegung unserer Blüthen bedingt werden, sind nun im Wesentlichen folgende. Bei einer Erhöhung der Temperatur (unterhalb des Optimums) nimmt die innere Hälfte der Bewegungszone schneller als die äussere Hälfte die Wachsthumsschnelligkeit an, welche der constanten höheren Temperatur entspricht und deshalb erfolgt Oeffnungsbewegung. Dahingegen bewirkt Temperaturabfall eine plötzliche, vorübergehende Wachsthumsbeschleunigung, welche auf der Aussenseite der Bewegungszone schneller und ausgiebiger ist und demgemäss Schliessungsbewegung hervorruft. Im letzteren Falle erfährt die in der Mitte zwischen Aussen- und Innenseite der Bewegungszone liegende Fläche, die Mittelzone, ein beschleunigtes Wachsthum, im ersten Falle ist aber die Wachsthumsgeschwindigkeit der Mittelzone während des Oeffnens nicht ansehnlicher, als fernerhin bei constant gehaltener höherer Temperatur.

Um das Wachsthum der Mittelzone zu finden, wurden, wie schon bei früheren Versuchen[2], auf beiden Seiten der Bewegungszone und zwar auf möglichst gleichen Querschnitten, Marken angebracht, die Zuwachswerthe procentisch auf eine Stunde berechnet und durch 2 dividirt. So ergab sich z. B. in einem Falle im Laufe von 3 Stunden für die Aussenseite eine Verlängerung von 173 auf 176,5 Striche des Mikrometers, für die Innenseite von 184 auf 188 Strich und diese Zuwachse von 3,5, resp. 4 Strich entsprechen pro Stunde einem procentischen Wachsthum der Mittelzone von $\frac{2{,}02 + 2{,}17}{2.\ 3.} = 0{,}7$ Procent. Durch dieses Verfahren wird freilich nur das Wachsthum der wirklichen Mittellamelle

webecomplexen in entgegengesetzter Weise beeinflussen dürften, lag die Anschauung zu Grunde, es möchte dieser Effect vermöge specifischer Organisation als Resultirende der in den Zellen selbst sich abwickelnden Vorgänge zu Stande kommen.

1) Siehe diese Abhandlung p. 21.

2) Diese Abhandlung p. 21.

gefunden, nicht das der der neutralen Ebene in Gelenken entsprechenden Fläche, deren Wachsthum eigentlich zu einer genauen Vergleichung bekant sein müsste. Die Lage dieser fraglichen Ebene lässt sich nicht genau bestimmen und wenn in der Bewegungszone des Perigons von Crocus die Gefässbündel etwas nach der Aussenseite gerückt sind [1]), so braucht deshalb jene Ebene nicht in derselben Weise verschoben zu sein. Wenn dieses aber der Fall, dann wird, in Bezug auf die der neutralen Gelenkebene entsprechende Fläche, das Wachsthum der Mittelschicht der Bewegungszone bei einer Oeffnungsbewegung natürlich beschleunigt werden.

Die in den folgenden Tabellen mitgetheilten Versuche sind sämmtlich mit abgeschnittenen Blüthen ausgeführt, deren Perigonröhre in mit Wasser gefüllte kurze Reagensröhrchen gestellt und an denen alle Perigonzipfel bis auf einen entfernt waren. An diesem Perigonzipfel wurde in den meisten Fällen festgestellt: die Wachsthumsgeschwindigkeit bei constanter Temperatur, das durch eine Temperaturschwankung hervorgerufene Wachsthum und, nachdem dieses vollendet, die Wachsthumsgeschwindigkeit für die neue, sei es nun niedere oder höhere constante Temperatur. Um die Blüthen während der Nacht in höherer Temperatur zu erhalten, wurden sie in einen Heizapparat gestellt, und dann, wenn nöthig, des Morgens in einem Zimmer gemessen, das zuvor auf die Temperatur des Heizapparates erwärmt war. In anderen Fällen brachte ich die Temperaturschwankungen durch Uebertragen aus einem warmen in ein kaltes Zimmer, oder umgekehrt hervor und maass in demselben Raume, in welchem die Blüthen bis dahin gestanden hatten. Alle Versuche sind im Dunklen angestellt und nur während der möglichst abgekürzten Messungszeit kamen die Blüthen ans Licht.

Sämmtliche nachfolgende Versuche sind mit weissblühendem Crocus Ende Januar und Anfang Februar 1874 ausgeführt. In Tabelle XI *a* bis XIV *a* sind die in Theilstrichen (à 0,00813 Millim.) gemessenen Werthe verzeichnet, während die sich hieraus berechnenden procentischen, stündlichen Zuwachswerthe in den zugehörigen Tabellen XI *b* bis XIV *b* aufgeführt sind. Jede Horizontalreihe dieser Tabellen entspricht einem in Tabelle a gleiche Nummer tragenden Versuch.

1) Meine Physiol. Untersuchungen p. 166 Anmerkung.

Tabelle XI *a*.

Die Crocusblüthen wurden vom 7/2. 12 Vorm. bis 8/2. $11\frac{3}{4}$ resp. 12 Uhr 5′ Mittags in einer zwischen 17 u. 18° C. schwankenden Temp. gehalten, dann in niederere Temperatur gebracht (7—$7\frac{1}{2}$° C.)

1.	Aussen.	Innen.	2.	Aussen.	Innen.
7/2. 4 U. Nchm.	157,5	165	7/2. 4 U. 10′ Nchm.	149	156
8/2. $8\frac{3}{4}$ » Vorm.	173	184	8 » 50′ Vorm.	163	176,5
$11\frac{3}{4}$ » »	176,5	188	11 » 50′ »	167	180
In Temperatur von 7° C. — $7\frac{1}{2}$° C.					
12 U. 5′ Nchm.	181,5	188,5	12 U. 10′ Nchm.	173	181
12 » 35′ »	182,5	188	12 » 40′ »	176	181
3 » 35′ »	187	188	4 » »	179	182

3.	Aussen.	Innen.	4.	Aussen.	Innen.
7/2. 4 U. 15′ Nchm.	162	156	7/2. 4 U. 20′ Nchm.	160	162
8/2. 9 » Vorm.	186	181,5	8/2. 9 » 5′ Vorm.	177	179
12 » »	192	188	12 » 5′ Nchm.	180	183
In Temperatur von 7° C. — $7\frac{1}{2}$° C.					
12 U. 15′ Nchm.	195	188	12 U. 25′ Nchm.	187	183
12 » 45′ »	197	188,5	12 » 50′ »	188	183
4 » 5′ »	200,5	190	4 » 10′ »	190,5	184

Tabelle XI *b*.

Wachsthum der Mittelzone auf 1 Stunde und in Procenten berechnet. Die Nummern entsprechen den oben mitgetheilten Versuchen. Für Nr. 5 und 6 sind die Belege weggelassen.

	Temp. 17—18° C.		Temp. 7—$7\frac{1}{2}$° C.		
	4 resp. $4\frac{1}{2}$ Nchm. bis $8\frac{3}{4}$ resp. 9 Vorm.	$8\frac{3}{4}$ resp. 9 Vorm. bis $11\frac{3}{4}$ resp. 12 Vorm.	$11\frac{3}{4}$ resp. 12 Vorm. bis 12 resp. $12\frac{1}{2}$ Vorm.	$11\frac{3}{4}$ resp. 12 Vorm. bis $12\frac{1}{2}$ resp. $12\frac{3}{4}$ Nchm.	$12\frac{1}{2}$ rsp. $12\frac{3}{4}$ Nchm. bis $3\frac{1}{2}$ resp. $4\frac{1}{4}$ Nchm.
Nr. 1	0,64 %	0,70 %	4,65 %	1,87 %	0,41 %
» 2	0,67 %	0,74 %	6,21 %	3,27 %	0,34 %
» 3	0,93 %	1,13 %	3,12 %	1,79 %	0,23 %
» 4	0,63 %	0,65 %	5,83 %	2,96 %	0,24 %
» 5	0,70 %	0,84 %	5,20 %	1,91 %	0,19 %
» 6	0,94 %	1,16 %	6,42 %	2,87 %	0,31 %

Tabelle XII *a*.

Die Crocusblüthen wurden seit 7 Morgens (5/2. 74) in einer zwischen 22,5 und 22,8° C. schwankenden Temperatur gehalten, dann Nachmittags zwischen 4 Uhr 20′ und 4 Uhr 40′ in Temp. von 14,5—15° C. gebracht.

1.			2.		
	Aussen.	Innen.		Aussen.	Innen.
2 U. 20′ Nchm.	175	188	2 U. 30′ Nchm.	176,5	181,5
4 » 20′ »	178	189	4 » 30′ »	179	185
In Temperatur von 14,5—15° C.					
4 » 50′ »	183	189,5	5 » »	185	185

3.			4.		
	Aussen.	Innen.		Aussen.	Innen.
2 U. 35′ Nchm.	194	188	2 U. 40′ Nchm.	178	182
4 » 35′ »	198	191	4 » 40′ »	180,5	186
In Temperatur von 14,5—15° C.					
5 » 5′ »	203	191	5 » 10′ »	187,5	186

Tabelle XII *b*.

Wachsthum der Mittelzone auf 1 Stunde und in Procenten berechnet.

	Temp. 22,5—22,8° C. 2 U. 20′ resp. 2 U. 40′ N. bis 4 U. 20′ resp. 4 U. 40 N.	Temp. 14,5—15° C. 4 U. 20′ resp. 4 U. 40′ N. bis 4 U. 50′ resp. 5 U. 10′ N.
Nr. 1	0,56 %	3,07 %
» 2	0,97 %	3,35 %
» 3	0,91 %	2,52 %
» 4	0,89 %	3,88 %

Tabelle XIII*a*.

Die Crocusblüthen befanden sich seit 2/2. 74 Abends in einer Temperatur von 8 bis 9° C. und wurden theilweise Vormittags (Vers. 1 u. 2), theilweise Nachmittags (Vers. 3 u. 4) in eine Temperatur von 21 bis 22° C. gebracht.

1.			2.		
	Aussen.	Innen.		Aussen.	Innen.
8 U. 35′ Vorm.	182	177	9 U. Vorm.	178	161,5
11 » 35′ »	183	178	12 » »	179	162,5
In Temperatur von 19° C.					
12 U. 20′ Nchm.	183	182,5	12 U. 30′ Nchm.	178,5	166
2 » 40′ »	183	191,5	2 » 50′ »	180	171
4 » 40′ »	186,5	194	4 » 50′ »	183	173

3.			4.		
	Aussen.	Innen.		Aussen.	Innen.
9 U. 15′ Vorm.	205,5	189	9 U. 20′ Vorm.	184,5	176,5
2 » 45′ Nchm.	209	192,5	3 » 20′ Nchm.	188	180,5
In Temperatur von 21—22° C.					
3 U. 5′ Nchm.	207,5	196	4 U. 5′ Nchm.	186	185
3 » 45′ »	207,5	198,5	5 » 5′ »	186	187,5
4 » 30′ »	207	201	6 » 5′ »	187,5	188,5

Tabelle XIII*b*.

Wachsthum der Mittelzone auf 1 Stunde und in Procenten berechnet. Die Nummern entsprechen den oben mitgetheilten Versuchen. Nr. 5 und 6 geben das Resultat von Versuchen, für welche die Belege hier nicht mitgetheilt sind, welche indess, was die Zeit der Messungen betrifft, mit Nr. 3 u. 4 gleichzeitig angestellt wurden.

	Temp. 8—9° C.	Temp. 20—21° C.		
	Nr. 1 u. 2. 8 U. 35′ V. bis 12 V. Nr. 3 u. 4. 9 U. 15′ V. bis 3 U. 20′ N.	Nr. 1 u. 2. 11 U. 35′ V. bis 12½ N. Nr. 3 u. 4. 2 U. 45′ N. bis 4 U. 5′ N.	Nr. 1 u. 2. 12 U. 20′ N. bis 2 U. 50′ N. Nr. 3 u. 4. 3 U. 5′ N. bis 5 U. 5′ N.	Nr. 1 u. 2. 2 U. 40′ N. bis 4 U. 50′ N. Nr. 3 u. 4. 3 U. 45′ N. bis 6 U. 5′ N.
Nr. 1	0,19 %	2,33 %	1,62 %	0,93 %
» 2	0,31 %	1,87 %	0,95 %	0,70 %
» 3	0,32 %	1,65 %	2,04 %	1,04 %
» 4	0,35 %	0,95 %	1,32 %	1,34 %
» 5	0,15 %	1,21 %	0,81 %	1,05 %
» 6	0,14 %	1,04 %	0,82 %	1,13 %

Tabelle XIV*a*.

In Versuch 1 bis 4 wurden die Crocusblüthen seit Abend (5/2. 74) bis Nachm. $2^1/_2$ resp. 2 U. 40′ (6/2. 74) in Temp. von 13,5 bis 14,5° C. gehalten und dann in 23 bis 24° C. gebracht.

	1.			2.	
	Aussen.	Innen.		Aussen.	Innen.
9 U. Vorm.	172,5	169	9 U. 5′ Vorm.	175	182,5
$2^1/_2$ » Nchm.	182,5	175,5	2 » 35′ Nchm.	181,5	190
In Temperatur von 23—24° C.					
3 » Nchm.	182,5	178	3 U. 5′ Nchm.	180,5	192,5
4 » »	183,5	181	4 » 5′ »	182	195,5

	3.			4.	
	Aussen.	Innen.		Aussen.	Innen.
9 U. 8′ Vorm.	177,5	170	9 U. 10′ Vorm.	172	164
2 » 38′ Nchm.	185	178	2 » 40′ Nchm.	182	172,5
In Temperatur von 23—24° C.					
3 U. 8′ Nchm.	184	179,5	3 U. 10′ Nchm.	181	174
4 » 8′ »	184	182	4 » 10′ »	181	177

Tabelle XIV*b*.

Wachsthum der Mittelzone auf 1 Stunde und in Procenten berechnet.

	Temp. 13,5—14,5° C.	Temp. 23—24° C.	
	9 U. resp. 9 U. 10′ V. bis $2^1/_2$ resp. 2 U. 40′ N.	$2^1/_2$ U. resp. 2 U. 40′ N. bis 3 U. resp. 3 U. 10′ N.	3 U. resp. 3 U. 10′ N. bis 4 U. resp. 4 U. 10′ N.
Nr. 1	0,88 %	1,43 %	1,12 %
» 2	0,71 %	1,87 %	1,19 %
» 3	0,71 %	0,60 %	0,69 %
» 4	1,00 %	0,32 %	0,86 %

Aus Tab. XI*b* und XII*b* ist klar zu ersehen, wie sowohl durch eine Erniedrigung der Temperatur von 18° auf 7° C., als auch von $22^1/_2$ auf 15° C. eine vorübergehende Beschleunigung des Wachsthums in der Mittelzone hervorgerufen wird. Denn Tab. XI*b* zeigt bei einem Vergleich der beiden ersten mit der letzten Columne, dass in der Bewegungszone der Crocusblüthen, wie bei anderen Pflanzen, das Längen-

wachsthum bei niederer Temperatur geringer als bei höherer Temperatur ist, was übrigens in der ersten und letzten Columne der Tab. XIII *b* in noch auffallenderer Weise hervortritt. Da nämlich die erste der Messungen, welche der letzten Columne in Tab. XI *b* zu Grunde liegen, schon 45 bis 50 Minuten nach der Temperaturerniedrigung angestellt wurde, so dürfte zu Anfang dieses Messungsintervalles, weil die Beschleunigung noch im Gange war, das Wachsthum noch nicht auf das der niederen Temperatur entsprechende Maass angekommen gewesen sein. Dass dieses sicher nicht nach 15 bis 20 Minuten der Fall war, ergibt die vorletzte Columne (Tab. XI *b*), indem die erste der für diese geltenden Messungen in der eben angegebenen Zeit nach der Temperaturerniedrigung angestellt wurde.

Nach einer Temperatursteigerung von 8 auf 20 C. ist, wie Tab. XIII *b* zeigt, das Wachsthum sogleich in den ersten 20 bis 45 Minuten erheblich gesteigert, aber bei fernerhin constant bleibender Temperatur ist es wesentlich gleich (Nr. 3 bis 6) oder differirt doch nicht in höherem Maasse, als es Versuchsfehler mit sich bringen können (Nr. 1 u. 2), welche in den in kurzen Intervallen vorgenommenen Messungen besonders hervortreten müssen. Würde z. B. bei einer Markendistanz von 170 Strich nur 1 Strich zuviel als Längenzunahme gefunden, so ergibt dieses für die Mittelzone einen Zuwachs von 0,3 Procent und der Versuchsfehler steigt auf 1,2 Procent, wenn die Messungszeit $^1/_4$ Stunde war. Ein solcher Fehler kann aber bei unseren Versuchen zu Stande kommen, weil man auch bei grösster Vorsicht nicht im Stande ist, kleine Temperaturschwankungen, welche ja durch Temperaturerniedrigung Wachsthumsbeschleunigung hervorrufen können, vollkommen auszuschliessen und ferner der Ablesungsfehler $^1/_2$ Theilstrich betragen kann. Ausserdem könnte, wie vorhin bemerkt, das Wachsthum der Mittelzone etwas ansehnlicher, als das der eigentlich zur genauen Vergleichung zu nehmenden, der neutralen Gelenkebene entsprechenden Fläche sein.

Die Innenseite der Bewegungszone erfährt natürlich bei der Oeffnungsbewegung der Perigonblätter eine ansehnliche Beschleunigung, während die Länge der Aussenseite unverändert bleibt, oder geringe Zunahme, resp. Verkürzung zeigt. Dieses Verhalten der Aussenseite hängt, wie schon früher auseinandergesetzt wurde [1]), mit der Intensität des Wachsthums, der relativen Wachsthumsbeschleunigung in den antagonistischen Gewebecomplexen und dem Widerstand passiver Gewebe zusammen, Factoren, welche natürlich auch individuell ungleich sein

1) Diese Abhandlung. p. 17.

können. Die in einer anderen Arbeit[1]) mitgetheilten Messungen sind sämmtlich mit Blüthen angestellt, deren Bewegungszone im intensivsten Wachtsthum begriffen war und wesentlich aus diesem Grunde wurde bei diesen Messungen, sowie auch in den unter Nr. 1 u. 2 in Tab. XIII*a* mitgetheilten Versuchen keine, oder wenigstens keine vollkommen sichere Verkürzung der Aussenseite erkannt. Eine solche ergab sich aber mit Sicherheit für ein wenig ältere und ausserdem sehr kräftige Crocusblüthen, an denen die Verkürzung bis zu 2 Theilstrichen gefunden wurde (Tab. XIII*a* Nr. 3 u. 4).

Bei einer Steigerung der Temperatur von 13,5 auf 23 C. dürfte bei Crocus, analog wie bei anderen Pflanzen, die den constanten Temperaturgraden entsprechende Wachsthumsdifferenz nicht so gross sein, als etwa für 7 und 17 C. Eine, durch eine solche Temperatursteigerung hervorgerufene Oeffnungsbewegung der Crocusblüthen scheint, soweit ich beurtheilen kann, ansehnlicher, als bei der ungefähr gleichen Wärmeerhöhung von 13,5 auf 23 C. und dem entsprechend ist die durch diese Temperaturdifferenz bewirkte Wachsthumsbeschleunigung nach Tab. XIV*b* anscheinend nicht so gross, als wenn die Blüthen zuvor in niederer Temperatur verweilt hatten. Diese Versuche, welche wie die in Tab. XIII*a* Nr. 3 und 4 angeführten, mit Crocusblüthen angestellt sind, deren Bewegungszone nicht mehr im intensivsten Wachsthum begriffen war, zeigen, dass die Aussenseite, mit Ausnahme von Nr. 1, eine sicher messbare Verkürzung erfuhr, obgleich der Zuwachs der Innenseite verhältnissmässig gering war. Dagegen habe ich bei den durch Temperaturabfall bewirkten Schliessungsbewegungen, unter Verwendung gleichartiger Blüthen, keine Verkürzung der Innenseite gemessen (Tab. XI*a* Nr. 3 u. 4; Tab. XII*a* Nr. 3 u. 4), was wohl mit der unter diesen Umständen zu Stande kommenden Wachsthumsbeschleunigung der Mittelzone zusammenhängen dürfte.

Während durch Temperaturabfall das Wachsthum sehr beschleunigt wird, ergaben die angeführten Versuche, dass bei Temperatursteigerung nicht umgekehrt eine vorübergehende Hemmung eintritt, denn wenn eine solche irgend erheblich wäre, würde sie jedenfalls in den Messungsresultaten hervortreten. Diese lassen, mit Beachtung der Fehlerquellen, gleich nach Erhöhung der Temperatur kein ansehnlicheres Wachsthum der Mittelzone erkennen, als diese fernerhin bei constant bleibender Temperatur zeigt, und hiernach muss die Bewegungszone entweder schnell das dem neuen Wärmemaass entsprechende

1) Meine Physiol. Untersuchungen p. 167.

Wachsthum annehmen oder es muss, wenn dieses langsamer geschieht, vorübergehend eine compensirende geringe Wachsthumsbeschleunigung im Spiele sein. An letztere wäre nur dann zu denken, wenn die antagonistischen Hälften sich ungleich verhielten und die innere auf Steigerung der Temperatur eine Wachsthumsbeschleunigung erführe. Solches ist schon nach Analogie der durch Helligkeitsschwankungen hervorgerufenen Nutationsbewegungen unwahrscheinlich und damit widerlegt, dass durch Temperaturabfall nachweislich auch das Wachsthum der inneren Hälfte der Bewegungszone gefördert wird, diese Beschleunigung aber aus bekannten Gründen erst weiterhin hervortreten kann. Wie auf eine durch Verdunklung hervorgerufene, folgt nämlich auch auf eine durch Temperaturabfall erzeugte Bewegung eine rückgängige Bewegung, als Folge des sich späterhin geltend machenden beschleunigten Wachsthums der inneren antagonistischen Hälfte.

Der erwähnte Gang einer durch Temperaturabfall hervorgebrachten Receptionsbewegung ist namentlich an den Blüthen von Tulipa Gesneriana sehr schön zu beobachten. Um eine, über die Anpressung der Perigonblätter hinaus angestrebte Bewegung nicht zu hindern, entfernte ich alle Perigonzipfel bis auf einen, hielt dann die Blüthen während der Nacht in einer Temperatur von 26 C. und brachte sie am anderen Tage, während sie fortwährend dunkel gehalten wurden, um 8 Uhr Morgens in einen Raum dessen Wärme sich weiterhin zwischen 15,7 und 16 C. hielt. Nachdem von den 4 Versuchsobjekten Schliessungsbewegungen von 32 bis 54 Grad ausgeführt worden waren, begann zwischen 10 und 11 Uhr Morgens die rückgängige Bewegung, welche durch beschleunigtes Wachsthum der Innenseite bis 1 oder 2 Uhr Nachmittags die Perigonzipfel so ziemlich in die anfängliche Stellung zurückgebracht hatte. Hier kann eine eventuelle Nachwirkung der täglichen periodischen Bewegungen nicht im Spiel sein, da eine solche in den Nachmittagsstunden nur Schliessungsbewegung hätte anstreben können. Bei Crocusblüthen ergibt sich im wesentlichen gleiches Verhalten, nur kehren die Perigonzipfel nicht wieder vollkommen in ihre frühere Stellung zurück, weil sich mit Erniedrigung der Temperatur das Wachsthum zu Gunsten der Aussenseite gestaltet[1]), so wie ja auch die Blätter

1) Der in seiner Bewegung nicht gehemmte Perigonzipfel geht deshalb bis zu 45 Grad über die Verticale hinaus. Meine Beobachtungen (Physiol. Unters. p. 189), dass die Blüthen sich bei Temperaturschwankungen unter 8 Grad nicht öffnen, beziehen sich, wie angegeben, nur auf unverletzte Blüthen, an denen solche angestrebte Bewegungen, welche kein Auseinanderweichen der bei niederer Temperatur fest aneinander gepressten Perigonzipfel bedingen, natürlich nicht beobachtet werden können.

von Impatiens aus analogem Grunde bei einer durch Verdunklung hervorgerufenen Receptionsbewegung nicht in die frühere Lage zurückkehren, wenn sie im Dunklen gehalten werden. Dieser Umstand spielt natürlich bei der Schliessungsbewegung auch eine Rolle, doch kann ausserdem auch schon die paratonisch hervorgerufene Wachsthumsbeschleunigung in der einen Hälfte ausgiebiger sein.

In jedem Falle beweisen die vorliegenden Thatsachen vollkommen, dass der Act des Temperaturabfalles in gleichsinniger Weise das Wachsthum beider antagonistischer Hälften beschleunigt und hiernach, sowie nach den Messungsresultaten und dem normalen Gang einer durch Erwärmung hervorgerufenen Receptionsbewegung, ist es auch vollkommen sicher, dass beide Hälften der Bewegungszone durch Temperatursteigerung in demselben Sinne, nur quantitativ verschieden afficirt werden. Unsere Versuche liefern demnach das sehr bemerkenswerthe Faktum, dass durch den Act des Temperaturabfalles vorübergehend eine sehr ansehnliche Beschleunigung, nicht aber umgekehrt durch Temperaturerhöhung eine entsprechende Hemmung des Wachsthums hervorgerufen wird. Früher[1]) habe ich schon darauf hingewiesen, dass analog der Act der Verdunklung vorübergehend excessives Wachsthum, resp. Expansionsänderung, nicht aber der Act der Erhellung eine entsprechende excessive Hemmung zu Stande bringen dürfte und dieses kann mit Rücksicht auf die paratonische Wirkung der Temperaturschwankungen nur wahrscheinlicher werden. Diese letzteren sind für die Beobachtung insofern günstiger, als hier die Wirkung des Actes des Temperaturabfalles eine entgegengesetzte ist von der Wirkung, welche Temperaturerniedrigung, unter alleiniger Beachtung des Einflusses constanter Wärmegrade mit sich bringt, während bei Verdunklung beide, der Act der Lichtabnahme und die constante Dunkelheit, das Wachsthum beschleunigen. Jedenfalls ist es Thatsache, dass Zunahme der Temperatur nicht entgegengesetzt auf das Wachsthum influirt, wie Abnahme der Temperatur und dass dem nicht so sein könne, kann auch keineswegs als logische Consequenz behauptet werden, wenn man beachtet, dass das wahrnehmbare Wachsthum jedenfalls nur Resultirende aus inneren Vorgängen ist, deren specielle Functionen allerdings mit der Temperatur steigen und fallen werden, die sich aber denkbarer Weise derartig combiniren oder andere von ihnen abhängige Processe so beeinflussen können, dass das als Resultat hervorgehende Wachsthum unserer Beobachtung entspricht. Solches sich klar zu machen,

1) Diese Abhandlung p. 96.

ist durchaus nothwendig, wenn auch über die thatsächlich im Innern der Zelle sich abwickelnden Vorgänge noch so vollkommenes Dunkel herrscht, dass das Aufstellen irgend einer Hypothese nicht gerechtfertigt werden kann.

Da, wie ich nachwies, die Nachwirkungsbewegungen allein durch die thatsächlich ausgeführten Bewegungen bedingt sind, so darf man wohl mit Sicherheit annehmen, dass auch die durch Temperaturschwankungen hervorgerufenen Bewegungen Nachwirkungen im Gefolge haben werden, doch stehen mir keine Untersuchungen in dieser Richtung zu Gebote. Die täglichen periodischen Bewegungen dürften bei Crocus jedenfalls in geringem Grade fortgesetzt werden [1]), doch sind jene bei diesen Blüthen auch weniger regelmässig, weil die durch Temperaturschwankungen hervorgerufenen Bewegungen die in Folge von Beleuchtungswechsel angestrebten leicht eliminiren können [2]). Uebrigens bewirkt bei Crocus und anderen Blüthen Verdunklung, wie Temperaturabfall, eine Schliessungsbewegung, umgekehrt Erhellung eine Oeffnungsbewegung und in analoger Weise sind bei allen darauf untersuchten Blüthen die durch Temperatur- und Helligkeitsschwankungen hervorgerufenen Bewegungen gleichsinnig, sowohl bei den Blüthen, welche wie die der Compositen in nur geringem Grade auf Wärmedifferenzen reagiren, als auch bei anderen, welche eine etwas grössere Empfindlichkeit als diese zeigen und die verbindende Brücke zu den von Temperaturschwankungen am ansehnlichsten beeinflussten Blüthen bilden [3]).

Die Beschleunigung der Oeffnungsbewegung, welche an Compositenblüthen des Morgens in Folge von Temperatursteigerung beobachtet wird [4]), resultirt aus dem Einfluss dieser und der ohnehin gleichsinnig angestrebten Oeffnungsbewegung. Hier ist zu beachten, dass die Temperaturerhöhung in demselben Sinne paratonisch wirken kann wie bei Crocus, dass aber auch die beobachtete Beschleunigung einfach daher kommen könnte, dass die ohnehin angestrebten Bewegungen bei dem hergestellten höheren Wärmegrade sich schneller und ausgiebiger abwickeln als bei niederer Temperatur, was ja innerhalb gewisser Temperaturgrenzen Faktum ist. Ebenso könnte die Beschleunigung der abendlichen Schliessungsbewegung durch Erniedrigung der Temperatur entweder Folge eines ähnlichen paratonischen Actes wie bei

1) Siehe meine Physiol. Untersuchungen p. 200.
2) Ebenda p. 206.
3) Ebenda p. 196.
4) Ebenda p. 195.

Crocus, oder darin begründet sein, dass die Blüthen einfach bestrebt sind die dem niederen Wärmegrade entsprechende, dem Schliessungszustand ähnlichere Gleichgewichtslage anzunehmen, was ja auch bei Crocus neben der paratonischen Beschleunigung der Fall ist. Ich habe nicht versucht diese Fragen zu beantworten und lasse es auch unentschieden, in welcher Weise verschiedene Faktoren im Spiele sind, wenn Compositenblüthen, welche am Tage bei niederer Temperatur geschlossen gehalten wurden, sich des Abends durch Erhöhung der Wärme weit öffnen[1]). Hier könnte die durch Nachwirkung oder andere Ursachen angestrebte Oeffnungsbewegung sistirt oder aufgehalten gewesen sein, oder die Blüthenköpfchen blieben geschlossen, weil die der niederen Temperatur entsprechende Relation des Wachsthums in den antagonistischen Hälften die gegenseitige Anpressung der Blüthen bedingte und die auf Temperaturerhöhung ausgeführte Oeffnungsbewegung kommt in gleicher Weise wie bei Crocusblüthen zu Stande. Auch hier wird es von vornherein am wahrscheinlichsten scheinen, dass beide Faktoren im Spiele sind.

Als massgebend für die durch Temperaturschwankungen hervorgerufenen Bewegungen der Blüthen sind also zu beachten 1) die vorübergehende excessive Beschleunigung durch den Act des Temperaturabfalles, 2) die ungleiche Zeit, in welcher die einer constanten Temperatur entsprechende Wachsthumsgeschwindigkeit in den antagonistischen Gewebecomplexen erreicht wird, 3) die bei verschiedener Temperatur ungleiche Relation des Wachsthums in den antagonistischen Hälften und 4) die schnellere und ausgiebigere Abwicklung von angestrebten Bewegungsvorgängen bei höherer Temperatur. Die thatsächlich ausgeführten Bewegungen können natürlich durch Zusammengreifen einiger der genannten Faktoren oder eventuell durch Combination mit Bewegungsvorgängen zu Stande kommen, welche von Temperaturschwankungen unabhängig sind.

Die namhaft gemachten Verhältnisse müssen auch bei einem Studium der durch Temperaturschwankungen an Laubblättern hervorgerufenen Bewegungen im Auge behalten werden, auch für die Variationsbewegungen, wenn man nur beachtet, dass bei diesen rückgängig zu machende Expansion, was bei den Nutationsbewegungen Wachsthum ist. An den Laubblättern rufen Temperaturschwankungen nur geringere paratonische Wirkungen hervor und bei denselben sind, wie auch bei den Compositenblüthen, die täglichen periodischen Bewegun-

1) Siehe meine Physiol. Untersuchungen p. 197.

gen von den Wärmedifferenzen unabhängig und werden durch die Temperaturschwankungen selbst nur in geringem Grade beeinflusst [1]). Ein Ausmaass der Wärme, welches den bewegungsfähigen Zustand unterhält, ist natürlich immer vorausgesetzt und nach jenem wird natürlich auch die Bewegungsamplitude mit der Höhe des Temperaturgrades in einer specifischen Weise sich ändern. Diesen bekannten Thatsachen habe ich nichts Neues hinzuzufügen, eine nähere Untersuchung der durch Temperaturschwankungen an Laubblättern hervorgerufenen Bewegungen unterliess ich aber, weil diese an sich im Allgemeinen gering sind und die täglichen periodischen Bewegungen nicht bedingen, höchstens in sehr untergeordneter Weise etwas modificiren.

Am empfindlichsten gegen Wärmedifferenzen erwiesen sich unter den von mir untersuchten Laubblättern die Blättchen von Oxalis Acetosella, welche sich, sowohl auf plötzliche, wie auf allmähliche Erhöhung der Temperatur (in gewissen Grenzen) senken und denen, wie auch dem Endblatt von Hedysarum gyrans, so weit ich beurtheilen kann, bei höherer Temperatur eine gesenktere Stellung als Gleichgewichtslage zukommt [2]). Hiernach muss sich die Relation der Expansionskraft mit steigender Temperatur zu Gunsten der oberen Gelenkhälfte ändern, während übrigens gleichzeitig die untere Gelenkhälfte, nach den Versuchen mit Oxalis, etwas an Ausdehnungskraft gewinnt. Denn nach Entfernung der oberen Wulsthälfte erhoben sich die Blättchen bei Erhöhung der Temperatur ein wenig und hierbei scheint auch die Biegungsfestigkeit der Gelenke etwas zuzunehmen. Bei Trifolium pratense konnte ich übrigens bei Temperaturschwankungen zwischen 12 und 23 C. eine Aenderung der nach Brücke'scher Methode gemessenen Winkeldifferenz nicht sicher erkennen, wie denn auch Kraus [3]) an den von ihm untersuchten Stengeln innerhalb solcher Temperaturgrenzen keine messbare Variation der Gewebespannung fand.

Nach den oben mitgetheilten Versuchen gestaltet sich die Relation der Expansionskraft mit steigender Temperatur zu Gunsten derjenigen Gelenkhälfte, welche am schnellsten auf Verdunklung reagirt [4]), wäh-

1) Die Wirkung des Actes des Temperaturabfalles ist an manchen Blattorganen jedenfalls bis zum Verschwinden gering. An Wurzeln haben nach Pedersen (Arbeit. d. Würzburger Instituts 1874, Heft IV, p. 578) die Temperaturschwankungen als solche keinen Einfluss auf die Wachsthumschnelligkeit.

2) Das hier über Oxalis Gesagte bezieht sich wesentlich auf frühere, bereits in meinen Physiolog. Untersuchungen (p. 78) mitgetheilte Versuche.

3) Botan. Zeitung 1867, p. 124.

4) Hiermit stimmt auch nach Millardet's Angaben (l. c. p. 72) Mimosa pudica überein, indem sich der Hauptblattstiel auf Erwärmung hebt und auf Temperaturabnahme senkt.

rend die entsprechende antagonistische Hälfte bei den Blüthen von Compositen und Crocus gerade umgekehrt mit abnehmender Temperatur verhältnissmässig schneller wächst und deshalb eine dem Schliessungszustand genäherte Lage der betreffenden Blüthentheile bewirkt. Es handelt sich hier natürlich nur um Relation des Wachsthums, resp. der Expansion, denn die Wachsthumsschnelligkeit selbst ist bei niederer Temperatur geringer. Wie sich nun diese Verhältnisse bei anderen Blattorganen gestalten und in welcher Weise auf Temperaturschwankungen paratonische Bewegungen ausgeführt werden, muss ich dahin gestellt sein lassen. Jedenfalls sind aber die paratonischen Temperaturwirkungen bei den untersuchten Pflanzen, bei Phaseolus, Trifolium, Acacia, Siegesbekia, Impatiens und Chenopodium, sehr gering.

Wenn Blätter von Impatiens noli tangere auf eine um 3 Uhr Nachts vorgenommene Erhöhung der Temperatur von 15 auf 23 C. schneller die Tagstellung erreichen, als wenn sie in constanter Temperatur von 15 C. und gleichfalls dunkel gehalten werden, so dürfte dieses wohl wesentlich darin begründet sein, dass die aus bekannten Gründen angestrebte Bewegung schneller bei höherer Temperatur vor sich geht. Bei einer in den späteren Nachmittagsstunden vorgenommenen Senkung der Temperatur von 24 auf 12 C. konnte ich hingegen bei Impatiens keinen Unterschied der abendlichen Blattbewegung, gegenüber den bei constanter Temperatur und unter sonst gleichen Verhältnissen gehaltenen Pflanzen bemerken und ein solches Resultat ergaben auch die Blätter von Chenopodium hierbei und bei Erhöhung der Temperatur am Morgen. Während hier die Wirkung von Wärmedifferenz jedenfalls nur sehr gering sein kann, vermag eine Temperatursteigerung eine Senkung der Blättchen von Oxalis Acetosella, entgegen der im Dunklen in den frühen Morgenstunden angestrebten Tagstellung hervorzurufen, während Hebung der Blättchen erfolgt, wenn gleichzeitig eine durch Helligkeitszunahme bedingte paratonische Wirkung ins Spiel kommt. Dieser paratonischen Wirkungen und der ohnehin schon im Dunklen angestrebten Bewegung zusammengenommen, ist also der Einfluss der Temperatursteigerung nicht gewachsen.

Nach Royer's[1]) Annahme sollen die periodischen Bewegungen der Blüthen durch Temperatureinfluss bedingt und aus diesem Grunde von den Bewegungen der Laubblätter verschieden sein, welche nach

1) Annal. d. scienc. naturelles 1868 V. ser., Bd. IX, p. 367 u. 377. — Hoffmann (Annal. d. sc. natur. 1849, III ser., Bd. IV, p. 322) kommt zu dem unrichtigen Schlusse, dass die periodischen Bewegungen von Blüthen und Laubblättern durch Temperaturverhältnisse bedingt seien.

unserem Autor wesentlich durch das Licht, neben gewissem Wärmeeinfluss zu Stande kommen, eine Ansicht, welche, sofern es sich um nur in geringem Grade auf Temperaturschwankungen reagirende Blüthen handelt, durchaus unrichtig ist, da bei diesen, wie bei den Laubblättern, allein der Beleuchtungswechsel die täglichen periodischen Bewegungen zu Stande bringt. Nicht so ist es bei den gegen Temperaturschwankungen empfindlichen Blüthen, wie denen von Crocus und Tulipa, deren tägliche periodische Bewegungen nicht allein durch Beleuchtungswechsel, sondern auch durch den gewöhnlich gleichsinnig wirkenden täglichen Gang der Temperatur bedingt, aber auch minder regelmässig sind, weil in dem täglichen Temperaturwechsel grössere Abweichungen vorkommen können. Die Compositenblüthen zum Vergleiche gewählt, bietet aber die Temperaturwirkung auf diese und auf Laubblätter keine anderen Verschiedenheiten, als sie quantitativ ungleiche Empfindlichkeit mit sich bringt.

Abgesehen von den autonomen Bewegungen sind also Beleuchtungswechsel, und in gewissen Fällen auch Temperaturschwankungen, die Ursachen der periodischen Bewegungen, mit deren Ausführung die Stellung der Bewegungszone und damit der Einfluss der Schwerkraft verändert wird, wie wir dieses noch im nächsten Kapitel kennen lernen werden. Andere äussere Einflüsse kommen bei den periodischen Bewegungen nur insofern in Betracht, als durch sie die Bewegungsfähigkeit vermindert oder gesteigert wird, oder es bringen jene Wirkungen hervor, welche keine Beziehung zu den normalen periodischen Bewegungen haben. So kann, bei nicht vollkommener Turgescenz[1]) der Gewebe Wasserzufuhr eine Bewegung hervorrufen, indem ein antagonistischer Gewebecomplex relativ schneller Wasser aufnimmt und seine Expansionskraft in höherem Grade als sein Gegenpart vermehrt.

Wird in den Blüthenstiel einer etwas gewelkten und geöffneten Tulpe Wasser gepresst, so erfolgt stets eine Schliessungsbewegung, welche eventuell einen an seiner Bewegung nicht gehemmten Perigonzipfel weit über die Verticale hinaustreiben kann. Dahingegen hat bei einer schon vollkommenen turgescenten Tulpe Einpressen von Wasser, selbst wenn dieses unter dem Druck einer Quecksilbersäule von 300

---

1) Die Fortdauer der Bewegungen in Wasser eingesenkter Blüthen und Blätter ist von vielen Forschern beobachtet worden. Vgl. z. B. meine Physiol. Untersuchungen p. 189.

Millim. Höhe geschieht, höchstens eine sehr geringe Bewegung zur Folge, wohl aber reagiren Blüthen, welche unter normalen Verhältnissen im Zimmer gehaltenen Pflanzen entnommen werden, gewöhnlich schon in merklicher Weise. Solche Bewegungen kommen des Morgens (zwischen 8 und 12 Uhr) wie des Abends (4 bis 5 Uhr) und zwar sowohl im Dunklen, als am Licht zu Stande, wenn die Temperatur möglichst gleich gehalten wird und überhaupt andere Bewegungsursachen nicht im Spiele sind. Letzteres muss aber wohl bei Batalin's [1]) Versuchen der Fall gewesen sein, welche bei einer am Morgen vorgenommenen Wassereinpressung Oeffnungsbewegung der Tulpenblüthen ergaben.

Ausdehnung von in luftführenden Räumen enthaltenen Gasen spielen, wie schon bei anderer Gelegenheit bemerkt wurde [2]), keine Rolle bei den periodischen Bewegungen und ebenso kommen Electricität und Magnetismus, wenigstens als von Aussen einwirkende Kräfte, bei den normalen periodischen Bewegungen nicht in Betracht.

VIII. Einfluss der Schwerkraft.

Bekanntlich führen die Bewegungsgelenke negativ geotropische Krümmungen aus, welche, soweit mir bekannt, alle Autoren [3]) durch wirkliches Wachsthum zu Stande kommen lassen. Thatsächlich beruht aber die Krümmung auf rückgängig zu machender Expansion und wenn als Folge dieser in manchen Fällen Wachsthum des Parenchyms in geringem Grade auftritt, so kann doch hierbei die neutrale Achse des Gelenkes vollkommen gleiche Länge behalten.

Nach der Umkehrung einer Bohnenpflanze trifft man ein zuvor horizontal stehendes Blatt schon in wenigen Stunden in Nachtstellung und wenn der Blattstiel auch langsamer durch die geotropische Krümmung im Gelenke bewegt wird, so kann derselbe doch im Verlauf von 12 bis 16 Stunden eine nach seiner morphologischen Unterseite gerichtete Bewegung von 120 Grad ausgeführt haben [4]). Wird dann die Pflanze wieder in normale Verticalstellung gebracht, so sind nach 24 Stunden Blattstiel und Blätter in ihrer gewöhnlichen Stellung zu finden. Mikrometrische Messungen, welche unter Beachtung schon namhaft ge-

1) Flora 1873, p. 452.

2) Meine Physiol. Untersuchungen p. 206.

3) Z. B. Sachs, Lehrbuch IV. Aufl. p. 823. — H. de Vries, Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg. Heft II, p. 258.

4) Vergl. Fig. 8 für aufrechte Stellung, und Sachs, Experimentalphysiol. p. 105 für umgekehrte Stellung.

machter Vorsichtsmassregeln [1]), zu Beginn und zu Ende des Versuches an Marken angestellt wurden, welche an den beiden Flanken des Gelenkes (an der Schnittlinie der n eutralen Ebene)angebracht waren, ergaben, dass die Länge des Gelenkes während der Krümmung unverändert geblieben war. Dabei war aber die Verlängerung in der oberen Gelenkhälfte eine sehr ansehnliche und würde z. B. bei einem 4 Millim. dicken Blattstielgelenk, dessen neutrale Achse in der Mitte liegt und das sich aus gerader Lage zu 4 Millim. Radius krümmt, für die Mittellinie der Aussenseite jener Gelenkhälfte 50 Procent betragen.

Geschieht die Wiederaufrichtung der Bohnenpflanze erst, nachdem diese längere Zeit, etwa 4 bis 12 Tage, in umgekehrter Stellung zugebracht hatte, so erheben sich die Blattstiele nur allmählich und erreichen wohl auch die frühere Stellung überhaupt nicht wieder. In diesem Falle schneiden dann verschieden gestaltete Furchen in die obere Gelenkhälfte ein, welche zu Beginn des Versuches fehlten und auch dann nicht, oder nur sehr schwach auftreten, wenn die Umkehrung kurze Zeit gedauert hatte. Jene Furchen beweisen, dass zunächst die Membranen wesentlich nur gedehnt, weiterhin aber auch Wachsthum derselben hervorgerufen wurde [2]), welches indess nicht im Stande war, den Widerstand des Gefässbündels zu überwinden und damit die neutrale Achse des Gelenkes zu verlängern [3]). An den Blattstielgelenken kommt bei der Umkehrung eine viel weitergehende Verlängerung der morphologischen Oberseite, als bei den periodischen Bewegungen zu Stande und mit dieser excessiven und ungewohnten Dehnung hängt es offenbar zusammen, dass hier Wachsthum der Membranen bewirkt wird, während solches an den Blattgelenken, deren geotropische Krümmung aber auch nicht weiter geht, als ohnehin der Nachtstellung entspricht, nicht eintritt, auch wenn die Umkehrung mehrere Wochen lang dauert und durch Festhalten des Blattstieles [4]) dafür gesorgt ist, dass die Oberseite des Blattgelenkes fortwährend erdwärts gerichtet bleibt.

1) Siehe p. 4. So maass ich z. B. bei den ersten Messungen auf einer Flanke (*a*) 179 Strich auf der anderen (*b*) 183 Strich und am Ende des Versuches fand ich $a = 177$; $b = 185$ Strich, d. h. *b* hatte so viel zugenommen, als *a* abgenommen, eine Folge geringer, nach der einen Flanke gerichteten Krümmung im Gelenke.

2) Vergl. p. 116.

3) Eine Messung hatte zu Anfang des Versuches die Distanz der Marken auf der einen Flanke (*a*) zu 196, auf der anderen zu 205 Strich des Mikrometers ergeben; am Ende des Versuches wurde einmal $a = 200$, $b = 200{,}5$ Strich und bei einer am folgenden Tag vorgenommenen Messung $a = 193$, $b = 207$ Strich gefunden.

4) Kann sich das Gelenk des Hauptblattstieles, weil dieser festgehalten ist, nicht geotropisch krümmen, so findet auch kein Wachsthum in dessen morphologischer Oberseite statt.

In derselben Weise wie bei Phaseolus, stellte ich auch an Gelenken des Hauptblattes von Hedysarum gyrans durch Messungen fest, dass die geotropische Krümmung ohne Wachsthum vor sich geht und solches wird, wie bei den genannten Pflanzen, so auch an anderen Gelenken, schon der Augenschein mit einiger Gewissheit lehren können. Es muss also, wie es für Heliotropismus schon geschah, auch Geotropismus mit und ohne Wachsthum unterschieden werden. Das Verhalten der Blattstielgelenke von Phaseolus zeigt aber evident, dass auch hier Wachsthum Folge der Dehnung über ein specifisches Maass ist, welches in unserem Falle die Elasticitätsgrenze zu sein scheint, jedoch nicht nothwendig sein muss, weil auch ohne Ueberschreitung dieser schon Einlegung neuer Molekeln, also Wachsthum vor sich gehen könnte. Unter Beachtung des Gesagten und nach sonstiger Uebereinstimmung zu urtheilen, ist auch das beschleunigte Wachsthum, welches bei der negativ geotropischen Krümmung in der Bewegungszone nutirender Blattorgane zu Stande kommt, Folge der auf der erdwärts gewandten morphologischen Oberseite vermehrten Expansionskraft. Der negative Geotropismus in der Bewegungszone nutirender Laubblätter, aber auch der Blüthen, ist meist recht ansehnlich. So kann nach einer Umkehrung die Spitze eines jüngeren Blattes von Impatiens noli tangere im Laufe von 2 Stunden um 80 Grad gehoben werden und selbst ältere Blätter, deren periodische Bewegungen bereits sehr reducirt sind, krümmen sich noch stark negativ geotropisch.

Bei Umkehrung der Pflanzen gewinnt die nun erdwärts gewandte Gelenkhälfte an Expansionskraft, während sich diese in der antagonistischen Gelenkhälfte vermindert. Dieses ist mit dem durch Horizontalstellung der Pflanzen leicht zu liefernden Nachweis, dass alle Gelenkpartien negativ geotropisch sind, sogleich sicher gestellt und folgt auch aus der Gleichheit der Biegungsfestigkeit vor und einige Stunden nach der Umkehrung [1]), indem, wie noch gezeigt werden soll, die geotropische Bewegung durch die Entwicklung einer sehr ansehnlichen Expansionskraft zu Stande kommt, welche, wenn sie allein durch Expansionsänderung in einer Gelenkhälfte bedingt wäre, nothwendig die nach

1) Bei Versuchen mit dem Blattgelenk von Phaseolus vulgaris, welche im Dunklen angestellt wurden, fand ich einmal die Winkeldifferenz vor und einige Stunden nach der Umkehrung zwischen 10 und 11 Grad, ein andermal zwischen 9 und 10 Grad. Ich habe die Winkeldifferenz nach Brücke'scher Methode immer erst nach vollendeter geotropischer Bewegung gemessen, während dieser könnte aber eine Variation dieser Differenz eintreten, wenn die Expansionskraft in den beiden Gelenkhälften sich zunächst in einem auffallend ungleichen Verhältniss ändern sollte.

Brücke'scher Methode gemessene Winkeldifferenz vermindern müsste. Weil die Gelenke allseitig negativ geotropisch sind, bewegt sich ein Blattstiel von Phaseolus, nachdem dieser und die Pflanze horizontal gestellt wurde, rückwärts in einer schief aufsteigenden Ebene, deren beide Componenten der negative Geotropismus der seitlichen Gelenkhälften und die durch die Horizontalstellung herbeigeführte Aenderung der Relation der Expansionskraft in der morphologischen oberen und unteren Gelenkhälfte sind [1]).

Nach dem was über den Geotropismus der Gelenke bekannt ist, darf man mit Sicherheit annehmen, dass, wie an negativ geotropischen Stengeltheilen in Folge der Horizontalstellung im Allgemeinen das Wachsthum jeder nun tiefer liegenden Gewebeschicht, gegenüber einer höher liegenden Schicht gesteigert wird [2]), so auch die Expansionskraft jeder bezüglich der Verticalen tieferen Parenchymlage relativ ansehnlicher als in einer höheren Parenchymlage wird. Es würde dieses in derselben Weise wie an wachsenden Stengeltheilen leicht zu prüfen sein, doch hatte ich ja die speciell den Geotropismus betreffenden Fragen mir nicht zur Beantwortnng vorgelegt.

Haben sich die Bohnenblätter, in Folge einer am Licht vorgenommenen Umkehrung der Pflanze, aus der Tagstellung in eine der Nachtstellung entsprechende Lage begeben, so führen sie nun am ersten, wie an allen folgenden Tagen, unter dem Einfluss des täglichen Beleuchtungswechsels periodische Bewegungen in gerade umgekehrter Weise wie früher aus, die Blätter sind nämlich am Tage, entsprechend der normalen Nachtstellung, dem Stengel angepresst und entfernen sich Abends von diesem, um sich (entsprechend der normalen Tagstellung) einer gegen den Stengel senkrecht gerichteten horizontalen Lage zu nähern oder diese selbst zu erreichen. Der Wendepunkt dieser, wie der entgegengesetzten Bewegung, fällt ungefähr auf dieselben Stunden, wie die beiden Wendepunkte der Blattbewegungen, welche bei aufrechter Stellung der Pflanze ausgeführt werden. Eine gleichsinnige Bewegung, wie sie des Abends von den in umgekehrter Stellung gehaltenen Pflanze ausgeführt wird, ruft Verdunklung am Tage hervor, indem diese also als Receptionsbewegung eine Abhebung der dem Stengel angepressten Blätter bewirkt, welche natürlich nach Grösse der Helligkeitsdifferenz und nach individuellen Eigenthümlichkeiten ver-

---

1) Näheres bei de Vries (Arbeiten des Würzburger Instituts Heft II, p. 253), welcher die entsprechenden Verhältnisse an wachsenden Organen behandelt.

2) Sachs, Lehrbuch IV. Aufl., p. 822.

schieden ausfällt. Meine Versuche wurden, bei Festhaltung des Blattstieles, an den ersten einfachen Bohnenblättern angestellt, an denen aber nur solche zur Beobachtung gewählt werden konnten, bei denen eine noch später zu betrachtende Torsion im Gelenke nicht oder nur in geringem Grade eintrat und eben deshalb die Blattmediane nur wenig aus der Verticalebene verschoben wurden. Uebrigens erhalten sich die Blättchen der gedreiten Bohnenblätter in gleicher Weise wie die einfachen Blätter.

Nach der Umkehrung wirkt Verdunklung, wie ja auch zuvor, gleichsinnig auf die antagonistischen Gewebecomplexe, was damit erwiesen, dass nach Entfernung der morphologisch unteren Gelenkhälfte die morphologisch obere, jetzt erdwärts gerichtete Gelenkhälfte durch Verdunklung und am Abend erheblich an Expansionskraft gewinnt, so dass bei einem frei an einem Gradbogen spielenden operirten Blatte des Abends eine Steigung bis zu 20 Grad beobachtet wurde. Mit der Umkehrung ist also gerade die morphologische untere Gelenkhälfte, welche zuvor bei Verdunklung relativ am langsamsten an Expansionskraft gewann, diejenige, deren Ausdehnungskraft am schnellsten fortschreitet, an endlicher Intensität aber die Expansion der antagonistischen Gelenkhälfte nicht übertrifft, da, wie auch bei anderen Receptionsbewegungen, das Blatt annähernd in seine Ausgangslage zurückkehrt. Hiernach ist aber klar, dass mit der Umkehrung eine wirkliche Aenderung in der zeitlichen Entwicklung der durch Verdunklung bewirkten Expansionszunahme in den beiden antagonistischen Gelenkhälften hervorgerufen wurde, wofür der Grund nicht in der in der Ausgangslage schon grösseren Dehnung der morphologisch oberen Gelenkhälfte, resp. deren Wandungen liegen kann, da ja die endliche Expansionskraft in beiden Gelenkhälften wieder gleiche Relation zeigt und nicht die in Ruhelage schon vorhandene Ausdehnungskraft, sondern nur die Expansionszuwachse entscheidend für die Bewegung sind. Durch welche Verhältnisse aber die Aenderung in der zeitlichen Abwicklung der Expansionszuwachse bedingt wird, muss ich dahin gestellt sein lassen. Bemerkenswerth ist auch, dass mit der Umkehrung gleich am ersten Tage die Blätter sich Abends der horizontalen Stellung nähern, die Nachwirkung der inducirten Tagesperiode also sogleich überwunden wird.

Gleiches Verhalten wie Bohnenblätter ergab auch das Endblatt von Hedysarum gyrans, welches nach der Umkehrung während des Tages dem Stengel oder dem Blattstiel angepresst ist und sich Abends abhebt, jedoch kaum die halbe Tagstellung aufrecht stehender Pflanzen erreicht,

wie denn auch die abendliche Bewegung umgekehrter Bohnenblätter öfters nicht bis zur Horizontalstellung fortschreitet. Aus diesen Beobachtungen allein folgt aber, da ja die Blätter bei Anpressung an ihrer Bewegung gehindert sind, noch nicht, dass sich die angestrebte Amplitude der täglichen Bewegung mit Umkehrung der Pflanze verringerte. Möglich ist solches allerdings und weitere Untersuchungen haben auch zu beachten, dass vielleicht nicht bei allen Pflanzen die täglichen Bewegungen mit Umkehrung der Pflanzen in die entgegengesetzten Bewegungen verwandelt werden.

Werden Blätter, welche sich Abends erheben, in umgekehrte Lage gebracht, so wird deren Tagstellung, wie leicht ersichtlich, noch vermehrt. Unter diesen Umständen nähern sich die Blättchen von Acacia lophantha mit ihren Rückenflächen bis zu 45 Grad und das Endblättchen von Trifolium pratense kann sich mit seiner Unterseite dem Blattstiel anlegen. Die täglichen Bewegungen sind dieselben wie zuvor, scheinen aber bei Trifolium pratense ihrer Amplitude nach vermehrt zu sein.

Die Wirkung der Gravitation ist von der Lage des Gelenkes gegen die Verticale abhängig, ändert sich demgemäss mit Einkrümmung der Gelenke und zwar für verschiedene Querschnitte in ungleichem Maasse. Wenn sich z. B. ein horizontal stehendes Blatt senkt, so vermindert sich die durch Schwerkraft bedingte gesammte Expansionskraft in der unteren Gelenkhälfte und hierdurch wird die Senkungsbewegung gefördert. Gerade umgekehrt ist es natürlich bei Hebung des Blattes, und wenn das Blatt über die Verticale hinaus geht, die vorderen Partien der gekrümmten Gelenkoberseite also nun durch die Schwerkraft an Expansionskraft gewinnen, so erfährt auch hierdurch die Bewegung eine Hemmung. Diese Andeutungen genügen, da man sich in jedem anderen Falle leicht klar machen kann, ob die Schwerkraft fördernd oder hemmend auf die periodischen Bewegungen wirkt; so ist z. B., wenn die Blattstiele Bewegungen ausführen, auch die hierdurch bedingte Lagenänderung des Blattgelenkes in Betracht zu ziehen. Nur in Folge von anderweitig hervorgerufenen Lagenänderungen des Gelenkes kommt die Schwerkraft, als ein die Amplitude der periodischen Bewegung beeinflussender, nicht diese Bewegungen hervorrufender Faktor in Betracht. In diesem Sinne wirken ja auch passive Dehnung und Compression elastischer Membranen und der durch das Blattgewicht bedingte, mit der Lage des Blattes sich ändernde Druck gegen die eine Gelenkhälfte.

Ob bei denjenigen nutirenden Blattorganen welche sich Abends senken, bezüglich der täglichen Bewegungen mit der Umkehrung der

Pflanze etwas Analoges wie bei Phaseolus eintritt, habe ich nicht untersucht. Wenn dem so ist, so muss natürlich durch Verdunklung, während eine negative geotropische Krümmung im Fortschreiten begriffen ist, diese Bewegung nicht gerade umgekehrt werden, sondern kann auch blos eine Hemmung erfahren. Bei den mit der periodischen Bewegung gegebenen Lagenänderung der Blätter, kommt die Gravitation als hemmender oder fördernder Faktor in gleicher Weise wie für Gelenke in Betracht.

Bei einem zwischen verticaler und horizontaler Stellung befindlichen Blatte hat die untere Gelenkhälfte, ausser der Expansionskraft der antagonistischen Hälfte, dem durch das Blattgewicht bedingten Druck das Gleichgewicht zu halten, welcher letzterer nach der Umkehrung gegen die morphologisch obere Gelenkhälfte wirkt und natürlich doppelt in Rechnung zu ziehen ist. Durch das Blattgewicht wird nach einer Umkehrung der Pflanze eine Senkung der Blätterbewirkt, welche, bei annähernd horizontaler Stellung, für Bohnenblätter in einigen Beobachtungen zwischen 10 und 32 Grad betrug, dann erst begann nach 10 bis 25 Minuten die Hebung des Blattes durch negativ geotropische Krümmung im Gelenke. Um nun die bei dieser Hebung thätige Kraft kennen zu lernen, benutzte ich das Hebeldynamometer. Gleich nach Umkehrung der Pflanze wurde der auf der Oberseite eines möglichst horizontal stehenden Blattes befestigte Draht an den kurzen Hebelarm des Apparates gelegt und mit der Ablesung begonnen, sobald eine Vermehrung der Expansionskraft sich bemerklich machte. Dabei wurde Sorge getragen, dass bei der Umkehrung jedenfalls keine durch Beleuchtungswechsel hervorgerufene Zunahme der Ausdehnungskraft ins Spiel kam.

Bei 3 Versuchen wurden die Pflanzen Morgens $8^1/_2$ Uhr (Juli 1874) umgekehrt und war dann die am Dynamometer abgelesene Expansionskraft schon bis 10 Uhr sehr ansehnlich gestiegen. In den Mittagsstunden erreichte die fragliche Expansionskraft ihr Maximum, um sich weiterhin, entsprechend der abendlichen Bewegung der Blätter an umgekehrten Pflanzen, wieder zu vermindern. Da die Expansion sich in den Gelenken umgekehrter Pflanzen so ändert, dass die relativ grösste (nach Aussen wirkende) Expansionskraft der nach Umkehrung erdwärts gewandten Gelenkhälfte zwischen 9 und 10 Morgens erreicht ist, so kann in unseren Experimenten keine vermehrte Expansionskraft als Folge der an sich geringen Senkung gefunden werden, welche Blätter aufrecht stehender Pflanzen während der Versuchszeit erfuhren, weil nach der Umkehrung die entsprechende Bewegung nicht mehr ausgeführt wird.

Die stärkste Expansionskraft, welche in meinen Versuchen sich als Folge der Umkehrung nach den Ablesungen am Dynamometer berechnet, entspricht einem statischen Momente von 116 Grm. [1]). Zu diesem das Doppelte mechanische Moment des horizontal stehenden Blattes, das zu 87 Grm. gefunden wurde, addirt, ergibt sich ein statisches Moment von 203 Grm., welches auf den ganzen Gelenkquerschnitt (eigentlich nur den activen Theil) vertheilt werden muss, da ja bei der Umkehrung die morphologisch untere Hälfte ungefähr so viel an Expansionskraft verlor, als die morphologisch obere Hälfte gewann. Legen wir nun, wie früher, ein Gelenk von kreisförmigem Querschnitt und 1,5 Millim. Radius zu Grunde und setzen den Mittelpunkt der Kräfte wieder 1,4 Millim. von der Gelenkmitte entfernt, so berechnet sich die Druckkraft für 1 Quadr.-Millim. $\left(\frac{203,0}{1,4 \cdot 7,07}\right)$ zu 20,5 Grm., also nahezu 2 Atmosphären. Der kleinste gefundene Werth ergibt für 1 Quadr.-Millim. eine Expansionskraft, welche einem Drucke von 11,9 Grm. oder 1,1 Atmosphären entspricht [2]).

Die bei umgekehrter Stellung der Pflanze weiterhin fortgesetzten täglichen periodischen Bewegungen sind, wie bei aufrecht stehenden Pflanzen, eine Function des Beleuchtungswechsels und für dieselben gilt gleiches, wie für entsprechende periodische Bewegungen überhaupt. Ich hatte keine Veranlassung die Arbeitsgrösse näher zu bestimmen, welche den in den Gelenken umgekehrter Pflanzen ausgeführten täglichen oder paratonischen Bewegungen entspricht, doch zeigen die wenigen Beobachtungen, dass jene auch hier eine ansehnliche ist. So ergab sich in einem Falle im Verlaufe eines Tages eine Stellungsdifferenz des Zeigers am Dynamometer von 9,7 Grad (à 0,196 Grm.) und hieraus berechnet sich bei einer Länge des Blatthebelarmes von 74 Millim. ein statisches Moment von 140 Grm., welches bei Vertheilung auf den Querschnitt einer Gelenkhälfte [3]) $\left(\frac{140}{1,4 \cdot 3,53}\right)$ 28,3 Grm. (2,7 Atmosphären) als Druck auf das Quadr.-Millim. ergeben würde.

---

1) Ausbiegung am Dynamometer = 8 Grad à 0,196 Grm.; Länge des aufliegenden Blatthebelarmes 74 Millimeter.

2) Beobachtete Ausbiegung am Dynamometer = 4,6° à 0,196 Grm., Länge des aufliegenden Blatthebelarmes 65 Millim., also hieraus statisches Moment = 58,5 Grm., dazu das doppelte statische Moment des Blattes mit 60 Grm. ergeben sich 118,5 Grm. als die auf den Gelenkquerschnitt zu vertheilende Kraft, die folglich $\frac{118,5}{7,07 \cdot 1,4} = 11,9$ Grm. ist.

3) Siehe p. 104.

Durch die nach Umkehrung für Blattgelenke von Phaseolus gefundene Druckkraft haben wir ein, wenigstens annäherndes Maass für die ansehnliche, durch Einfluss der Gravitation entwickelte Expansionskraft gewonnen, welche freilich ungefähr nur halb so gross sein, aber immer noch $^1/_2$ bis 1 Atmosphärendruck entsprechen würde, wenn in den Versuchen ein zuvor vertical stehendes, oder bis dahin dem Einfluss der Schwerkraft entzogenes Gelenk horizontal aufgestellt worden wäre. Mit dem Nachweis einer so bedeutenden Kraftentwicklung ist mit vollkommener Sicherheit festgestellt, dass die negativ geotropische Krümmung nicht direct dadurch zu Stande kommt, dass auf jedem erdwärts gewandten Zellwandstück ein um die Zellhöhe grösserer hydrostatischer Druck, als auf einem zenithwärts gerichteten Membranstück ruht. Sieht man selbst die in Geweben enthaltene Flüssigkeit als continuirliche Wassermasse an, welche einen ihrer Höhe proportionalen Druck ausübt, so würde, wenn der Durchmesser des Querschnittes eines Bohnengelenkes 3 Millim. beträgt, nach der Umkehrung auf der erdwärts gewandten Zellwand der Mehrdruck einer Wassersäule von 6 Millim. Höhe lasten. Eine solche Wassersäule übt aber nur einen Druck von $\frac{6}{10250}$ Atmosphäre aus, ein gegen die bei der Umkehrung gemessene Druckkraft verschwindend kleiner Werth.

In wachsenden Pflanzentheilen könnte ein solcher, durch die Höhe der Wassersäule bedingter Mehrdruck, so gering dieser auch ist, doch möglicherweise ausreichen, um in tiefer liegenden Membranen die Einlagerung neuer Molekeln, und damit das Wachsthum, etwas zu fördern und als Summe solcher kleiner, continuirlich fortdauernder Wirkungen könnte dann allerdings mit der Zeit der Zuwachs in den tiefer liegenden Partien eines Gewebes, also auch die geotropische Krümmung, recht ansehnlich werden [1]). Eine solche Möglichkeit fällt aber für die Gelenke weg, da in diesen kein Wachsthum stattfindet und demgemäss ist die gemessene Expansionskraft der unmittelbare Ausdruck der durch veränderte Einwirkung der Gravitation entwickelten Kraft. Da nun Wachsthum Folge der Dehnung ist, wie die Gelenke der Bohnenblattstiele direct zeigen und die Analogie für die Nutationszonen ergibt, wie es ausserdem auch für Längenwachsthum überhaupt im höchsten Grade wahrscheinlich ist, so werden wir die Ursache des Wachsthums bei negativem Geotropismus in der mächtigen Vermehrung der Expansions-

1) Diese Ansicht wurde von Sachs als Hypothese aufgestellt. Dessen Experimentalphysiologie p. 101 u. 509.

kraft, wie sie ja in den Gelenken thatsächlich zu Stande kommt, suchen müssen [1]). Ebenso ist für die Gelenke die von Knight und in ähnlicher Weise von Hofmeister [2]) vertretene Ansicht unhaltbar, dass ansehnlichere Zufuhr von Nährstoffen das Wachsthum der erdwärts gewandten Wandflächen einer Zelle fördere und mit Rücksicht auf die Beziehungen zwischen Expansion und Wachsthum, muss eine solche Annahme auch für wachsende Pflanzentheile als nächste Ursache des Geotropismus fallen gelassen werden, wenn auch bei dem auf andere Weise hervorgerufenen Wachsthum die grössere oder geringere Zufuhr von solchen assimilirten Stoffen, welche beim Zellhautwachsthum Verwendung finden, nicht ohne Bedeutung sein mag.

Mag nun die Wirkung der Gravitation sein, welcher Art sie will, soviel steht nach den Erfahrungen an Gelenken fest, dass hier nur von einer auslösenden Kraft die Rede sein kann, welche gegenüber der ansehnlichen ausgelösten Kraft eine geringe Arbeitsgrösse vorstellt. Wie es ja auch bei Beleuchtungswechsel nicht anders der Fall sein kann, werden irgend welche Veränderungen in der Zelle hervorgerufen werden, welche die Entwicklung der ansehnlichen Expansionskraft als weitere Folge nach sich ziehen, etwa analog wie das mit geringem Kraftaufwand mögliche Verschieben des Dampfsperrers, eine Dampfmaschine in Bewegung setzen, oder deren Leistungen in unverhältnis mässig hohem Grade modificiren kann. Es sind also die nächste Wirkung der Schwerkraft auf den Zellmechanismus und die in Folge der Auslösung zu Stande kommende Expansionskraft zwei besondere, wenn auch in gegenseitigem Abhängigkeitsverhältniss stehende Vorgänge und erst als Folge der Expansionskraft kommt elastische Dehnung oder Wachsthum der Membran zu Stande.

Die obige Darlegung ist einfach logische Folgerung aus beobachteten Thatsachen und präcisirt nur die Fragen, welche noch zu ent-

1) Mit nutirenden Blattorganen habe ich keine Versuche mit Hülfe des Hebeldynamometers angestellt, da, sobald Wachsthum im Spiele, die Grösse der gemessenen Druckkraft nicht ohne Weiteres einen Beweis gegen die Summirung kleiner Wirkungen abgeben kann und ausserdem auch gewisse Umstände die Messung der in der Bewegungszone nutirender Objekte entwickelten Expansionskraft mit einiger Genauigkeit nicht gestatten. Auch bezüglich des Johnson'schen Versuches (Vgl. Sachs, in Arbeit. d. Würzburger Instituts III, p. 450) mit positiv geotropischen Wurzeln ist das eben Gesagte zu beachten. Für das Studium des Einflusses der Schwerkraft würde es von hohem Belang sein, wenn auch positiver Geotropismus ohne Wachsthum zu finden wäre und noch bedeutungsvoller würde das Auffinden einzelliger, sich positiv oder negativ geotropisch krümmender Organe sein.

2) Allgemeine Morphologie 1868, p. 629.

scheiden sind, nämlich in welcher Weise die Gravitation als auslösende Kraft wirkt und welcher Art die ausgelöste Kraft ist. Die Lösung dieser Fragen muss als möglich jedenfalls zugegeben werden, weil es sich ja nur um Vorgänge handelt, welche sich in dem historisch gegebenen Zellmechanismus als Functionen von Aussen einwirkender Kräfte abwickeln; wie dieser Mechanismus mit seinen specifischen Eigenthümlichkeiten und seiner receptiven Empfindlichkeit entstand, das berührt unsere, der empirischen Forschung zugängliche Probleme nicht.

Die gerade entgegengesetzte Wirkung der Schwerkraft, welche ja auch an einzelligen Objekten beobachtet wird, beruht in jedem Falle auf specifischen, ererbten Eigenthümlichkeiten des Organismus, mag es sich nun um qualitative, oder nur um quantitative Verschiedenheiten bezüglich der Wirkungen handeln, welche durch den Einfluss der Gravitation direct oder indirect zu Stande kommen, oder mögen auch andere, von der Schwerkraft selbst unabhängige specifische Eigenthümlichkeiten bedingen, dass die Resultirende der verschiedenen Componenten in entgegengesetztem Sinne ausfällt; nur die Wirkung dieser Resultirenden aber tritt uns in den Wachsthums- oder Expansionsvorgängen entgegen [1]). Wenn ein Vaucheria-Schlauch an einem Ende positiv, am anderen Ende negativ geotropische Krümmung ausführt [2]), so möchte man hier doch glauben, dass es sich nicht um qualitative, sondern um quantitative Verschiedenheiten der Componenten handelt und an sich muss es auch am wahrscheinlichsten scheinen, dass eine von Aussen einwirkende Kraft überhaupt an verschiedenen Zellen dieselbe Wirkung, jedoch in specifisch ungleichem und eventuell bis zum Verschwinden geringem Maasse hervorbringt, wofür z. B. der Einfluss der Temperatur auf periodisch sich bewegende Blattorgane Beispiele liefert. Dabei könnte ja dieselbe von Aussen einwirkende Kraft zwei, möglicherweise in entgegengesetztem Sinne thätige Wirkungen, und jede dieser in specifisch ungleichem Maasse hervorrufen [3]), was ja nichts anderes sagen will, als dass dieselbe auslösende Kraft gleichzeitig verschiedene Spannkräfte in Action zu setzen vermag, deren Leistung nicht allein durch die Eigenthümlichkeit des Mechanismus, sondern

---

1) Dieses beachtet ist es auch nicht nothwendig, dass die Schwerkraft eine bis zur Verticalstellung gehende Krümmung herbeiführt, indem eine gegen die Verticale geneigte Lage der Resultirenden entsprechen kann.

2) Sachs, Lehrbuch IV. Aufl. p. 813.

3) Die Relation solcher conträrer Wirkungen könnte auch mit dem Alter, und damit der Geotropismus und ebenso der Heliotropismus geändert und eventuell umgekehrt werden.

auch durch die Grösse und Eigenthümlichkeit des auslösenden Vorganges bedingt sein kann. Diese Erörterungen sollten nur im Allgemeinen zeigen, wie die beiden Arten des Geotropismus aufzufassen sind und welche Gesichtspunkte beim Studium der zu Grunde liegenden Ursachen leitend sein müssen. Mit entsprechenden Modificationen gelten obige Auseinandersetzungen aber auch für andere Fälle, in denen, wie z. B. beim Heliotropismus, dieselbe von Aussen einwirkende Kraft entgegengesetzte sichtbare Wirkungen hervorruft. Wie solche als Componenten von verschiedenen Faktoren zu Stande kommen, hierfür haben uns die periodischen Bewegungen mehrfache Beispiele geliefert.

Weil die auslösende Kraft gegenüber der ausgelösten Kraft sehr gering sein kann, so wäre es allerdings möglich, dass jene in Beziehung zu dem in tieferen Horizontalschichten der Zelle oder der Zellcomplexe etwas höheren hydrostatischen Drucke stände, der ja mit der Lage der Organe gegen die Verticale variabel ist. Ob dem so ist, oder ob andere Ursachen der durch Schwerkraft bewirkten Auslösung zu Grunde liegen, darüber lässt sich zur Zeit kein Urtheil fällen und ebenso herrscht noch Dunkel darüber, welche ausgelösten Kräfte Expansion, resp. Wachsthum bedingen. So lange man nur Gelenke, und mehrzellige Gewebecomplexe überhaupt, im Auge hat, könnte man wohl an einfache Veränderung des in den Zellen bestehenden hydrostatischen Druckes denken, dass dieser aber allein nicht ausreicht, zeigt der Geotropismus einzelliger Organe. Eine directe Beeinflussung der Zellhaut durch die Schwerkraft ist möglich, aber nicht absolut nothwendig, da z. B. Imbibitionsverhältnisse des Protoplasmas unter gewissen Bedingungen in ungleichem Maasse Expansion der oberen und unteren Zellwand bewirken könnten [1]). Ein umsichtiges Studium des Heliotropismus und Geotropismus würde wohl schon jetzt manche Aufklärung schaffen können und die Fragen einzuengen gestatten, bis dahin ist aber überhaupt noch kein ernstlicher Versuch gemacht, an der Hand experimenteller Forschung die in den Zellen sich abwickelnden Vorgänge aufzuhellen.

Dass Wachsthum Folge der unter dem Einfluss der Gravitation vermehrten, die Zellwandungen dehnenden Expansionskraft ist, muss auch für andere als geotropische, aber wie diese durch die Stellung zur Verticalen bedingte Wachsthumsvorgänge beachtet werden. Hierher ge-

1) Da die Schwerkraft auf die Bewegungen der Plasmodien von Myxomyceten influirt, so dürfte jene wohl auch die Vertheilung des Protoplasma in den Pflanzenzellen überhaupt beeinflussen. Bekannt ist hierüber noch nichts, wenn dem aber so ist, so fragt es sich, ob die Protoplasmabewegungen überhaupt und wenn, in welcher directen oder indirecten Beziehung sie zum Geotropismus stehen.

hört das Auswachsen bestimmter Zellen der Brutknospen von Marchantia zu Wurzelhaaren, welches unter alleinigem Einfluss der Gravitation nur auf der erdwärts gewandten Seite stattfindet[1]), was voraussichtlich darin begründet ist, dass auf dieser Seite die Expansionskraft durch Einwirkung der Schwerkraft vermehrt und Wachsthum erst nach Ueberschreitung eines specifischen Maasses von Dehnung der Membranen in Scene gesetzt wird. Aus gleichen Ursachen könnte nun, sowohl durch Schwerkraft, als durch Beleuchtungsverhältnisse, nicht nur das Auswachsen schon vorhandener Anlagen bewirkt, sondern auch Neubildung von Organen gefördert, oder an solchen Stellen hervorgerufen werden, an denen solches ohne bestimmten Einfluss der genannten Agentien nicht geschieht[2]). Die Bedeutung von Schwerkraft und Beleuchtung für solche Vorgänge wird in dieser Weise auf gleiche Zustandsänderungen in den Zellen zurückgeführt, wie sie dem Geotropismus und Heliotropismus zu Grunde liegen.

Die in Gelenken in Folge von Umkehrung oder Horizontalstellung der Pflanze vor sich gehenden Torsionen sind immer, wie die geotropischen Krümmungen jener überhaupt, als wirkliche Wachsthumsvorgänge angesehen worden[3]). Da es sich aber hier thatsächlich um rückgängig zu machende Dehnungen handelt, kann gerade für die Gelenke in schlagendster Weise gezeigt werden, dass ihnen Transversalgeotropismus und Transversalheliotropismus im Sinne Frank's[4]) nicht zukommt, indem mit Aufhebung der Ursache die Drehung wieder ausgeglichen wird.

Wir wollen hier die Drehung betrachten, welche im Gelenk eines einfachen Bohnenblattes vor sich geht, wenn die Pflanze und die Blattmediane horizontal gestellt, der Blattstiel aber festgehalten wird (Vgl. hierzu Fig. 8 p. 109). Dann kommt durch den Einfluss der Schwerkraft, indem die Expansion in der morphologisch unteren Gelenkhälfte sich vermindert, in der erdwärts gewandten Flanke sich aber vermehrt, als Resultirende eine in schief und rückwärts aufsteigender Ebene vor sich

---

1) Pfeffer, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg Hft. I, p. 77 ff.

2) Im Finstern erscheinen nach Sachs (Experimentalphysiol. p. 31) Adventivwurzeln an Stengeltheilen verschiedener Pflanzen, an denen sie am Licht nicht auftreten. Analoges ist mir für veränderte Schwerkraftwirkung nicht unwahrscheinlich.

3) Vgl. Frank, die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen 1870, p. 52. — De Vries, Arbeiten d. Würzburger Instituts Hft. II, p. 258.

4) L. c., p. 77.

gehende Krümmung im Gelenke zu Stande, wodurch im Wesentlichen der Winkel zwischen Blattstiel und Lamina sich verkleinert und die zuvor mit der Verticalebene zusammenfallende Blattebene gegen jene in einem grösseren oder kleineren Winkel geneigt wird. Mit der Horizontalstellung wirkt aber auch das Gewicht des Blattes als abwärts ziehendes Torsionsmoment und zwar in ungleichem Grade in verschiedenen Querschnitten des gekrümmten Gelenkes, indem ja das Drehungsmoment in jedem Querschnitt von der Neigung des Blattes gegen diesen abhängt und natürlich bei Horizontalstellung der Blattmediane am grössten ist. Durch dieses Torsionsmoment bewegt sich die Blattspitze in einem erdwärts gerichteten Bogen und diese durch das Gelenk vermittelte, an diesem auch leicht wahrzunehmende Drehung, kann günstigenfalles so weit gehen, dass die Blattmediane mit der Verticalen nur noch einen Winkel von 30 Grad bildet. Mit dieser Senkung wird die morphologische Unterseite des Gelenkes um so mehr ihrer normalen erdwärts gewandten Lage genähert, je näher der zu betrachtende Gelenkquerschnitt an der Blattlamina liegt und hiermit gewinnt auch die Unterseite wieder an Expansionsintensität, welche gleichzeitig in der Flanke des Gelenkes abnimmt. Nothwendige Folge hiervon ist eine gewisse Hebung des Blattes, so dass dieses, wenn es auch noch schief geneigt ist, eine der Tagstellung sich annähernde Lage einnimmt.

Entfernt man nach solcher Senkung die Lamina bis auf ein kurzes, als Index dienendes Stück der Mittelrippe, so vergrössert sich sogleich der Winkel zwischen der Blattmediane und der Verticalen und in Folge fortgesetzter Hebung ist nach längerer Zeit (1 bis einige Stunden) die Blattmediane der Horizontalen genähert, d. h. in die Lage gebracht, welche das Blatt, ohne das durch sein Gewicht bedingte Torsionsmoment, bei Horizontalstellung seiner Medianebene, angenommen haben würde. Wird nun an dem stehengebliebenen Index ein aus Papier geschnittenes Blatt angebracht, dessen statisches Moment ungefähr dem des Laubblattes gleichkommt, so beginnt die Torsion wieder und wie zuvor ist in einigen Stunden das Papierblatt in die Lage gekommen, welche das tordirte Laubblatt einnahm, mit Entfernung des Papierblattes wird aber die Torsion von Neuem rückgängig gemacht. Hiernach kann nicht der geringste Zweifel sein, dass die Drehung ausschliesslich durch das Torsionsmoment des Blattes bedingt ist, in den Gelenken aber ein Bestreben, einen bestimmten transversalen Durchmesser senkrecht gegen die Verticale zu stellen, also ein Transversalgeotropismus nicht existirt. Dass der in Gelenken und nicht gelenkartigen Blatttheilen vollzogenen Torsion gleiche Ursachen zu Grunde liegen, hat

Frank selbst angenommen und kann auch nach den Erfahrungen bezüglich des Zusammenhanges zwischen Dehnung und Wachsthum nicht zweifelhaft sein. Hiermit würde auch für die mit Wachsthum verbundene Torsion der Blätter der Transversalgeotropismus widerlegt sein, was ausserdem auch schon in directer Weise von de Vries[1]) geschehen ist.

Da es nur meine Absicht war zu zeigen, wie gerade durch die Dehnung in Gelenken der schlagendste Beweis gegen einen Transversalgeotropismus geliefert wird, so habe ich keine Veranlassung Details der Torsionsvorgänge zu beleuchten und begnüge ich mich auch damit, kurz die Mitwirkung der Torsion im Blattstielgelenke bei der Lagenänderung eines Bohnenblattes anzudeuten. Bei Horizontalstellung der Pflanze und des Blattstieles erfährt das Blattstielgelenk, wie das Blattgelenk, eine Einkrümmung in einer rückwärts und schief aufsteigenden Ebene und zwar, wenn das Blatt entfernt ist, ohne eine andere Drehung, als sie durch die Krümmung im Gelenke ohnedies gegeben sein kann. Ist aber das Blatt vorhanden, dann wirkt dieses als Torsionsmoment und die hierdurch im Blattstielgelenk hervorgerufene Drehung kann unter Umständen 40 Grad erreichen. Diese Drehung ist, im Vereine mit der gleichsinnigen Torsion im Blattgelenke, im Stande, die Blattlamina in manchen Fällen so ziemlich in ihre normale Lage zurückzuführen. Wie hierbei im Nähern die Schwerkraft in Folge der Lagenänderung der Gelenke ihren Einfluss auf diese zur Geltung bringt und wie sich das Torsionsmoment mit der Stellung des Blattes ändert, unterlasse ich auseinanderzusetzen, da sich ein Jeder diese Verhältnisse leicht zurechtlegen kann. Ebenso verzichte ich darauf, die Lagenänderung anzugeben, welche bei Horizontalstellung der Pflanze und des Blattstieles die Seitenblättchen eines gedreiten Bohnenblattes erfahren und zu zeigen, wie jene, im Vereine mit der Stellungsänderung des Endblattes, als Torsionsmoment des Blattstielgelenkes thätig ist. Doch sei hervorgehoben, dass man durch Entfernung der Blättchen die Torsion im Blattstielgelenke rückgängig machen und durch Papierblätter wieder hervorrufen kann. Wenn freilich die Blattstiele längere Zeit in dem tordirten Zustand verharren, so wird durch die mit der Drehung verbundene excessive Dehnung gewisses Wachsthum in dem Gelenkparenchym hervorgerufen[2]) und dann wird nach Entfernung der Blätter die Torsion nur theilweise ausgeglichen. Dieses ist bei Versuchen zu

1) L. c. und Flora 1873, p. 305 ff.
2) Vgl. p. 139.

beachten und ebenso, dass sich nach Entfernung der Lamina in dem zugehörigen Gelenke die Bewegungsfähigkeit mindert und endlich erlischt, wie ja solches auch bei längerem Aufenthalt im Dunklen der Fall ist. Uebrigens wurden die dem Mitgetheilten zu Grunde liegenden Versuche im Dunklen angestellt.

Der von Frank angenommene Transversalheliotropismus lässt sich für die Gelenke ebenso schlagend widerlegen, doch kann nach dem über den Transversalgeotropismus Gesagten darauf verzichtet werden, dieses auszuführen. Die bei einseitig stärkerer Beleuchtung hervorgerufenen Gelenkbewegungen resultiren aus dem negativen Heliotropismus, dem hiermit eventuell veränderten Einfluss der Schwerkraft und dem in Action kommenden Torsionsmoment des Blattes. War letzteres im Spiele, so kann durch Wegnahme des Blattes die entsprechende Drehung aufgehoben, durch ein gleiches Torsionsmoment aber wieder hervorgerufen werden.

Was oben für Horizontalstellung der Pflanze bezüglich der Torsion mitgetheilt wurde, gilt dem Princip nach auch bei verticaler Umkehrung der Pflanzen. Wie nun schon in beiden Fällen manche Bohnenblattgelenke geringe Torsion erfahren, so wird dieses bei anderen Pflanzen zur Regel, indem offenbar das Torsionsmoment, gegenüber dem Widerstand in den Gelenken zu gering ist. So führen z. B. die Blättchen von Acacia und Mimosa bei Umkehrung negativ geotropische Bewegungen aus, ohne dass im Gelenk eine Torsion zu Stande kommt. Wohl zu unterscheiden von den beschriebenen Torsionen sind die mit dem Tageswechsel vor sich gehenden, durch die Expansionsänderung bestimmten Drehungen im Gelenke, welche auf historisch gegebener Eigenthümlichkeit des Gelenkaufbaues beruhen. Solche Drehungen, deren in einem späteren Kapitel noch Erwähnung geschehen wird, zeigen z. B. die Blättchen von Acacia lophantha und in noch höherem Maasse die Blätter von Phyllanthus Niruri L.

IX. Autonome Bewegungen.

Autonome oder spontane Bewegungen sind, wie schon mehrfach bemerkt wurde, unter den Blättern welche Variationsbewegungen ausführen verbreitet, wenn sie auch, weil langsamer oder mit geringerer Amplitude ausgeführt, nicht in dem Maasse auffallen, wie an den Seitenblättchen von Hedysarum gyrans. Auch dem Endblatt dieser Pflanze

kommen autonome Bewegungen zu, deren Amplitude an den beobachteten Objekten 6 bis 20 Grad, bei einer Schwingungszeit von 10 Secunden bis 2 Minuten betrug (Temp. 22—25 C.). Sehr gross zu 40 bis 150 Grad fand ich die, $1^1/_2$ bis 4 Stunden in Anspruch nehmende, autonome Amplitude der Endblättchen von Trifolium pratense und auch bei Oxalis Acetosella sind die spontanen Bewegungen sehr ansehnlich [1]). Von geringerer Ausgiebigkeit sind die mit einer Schwingungszeit von 1 bis 2 Stunden vor sich gehenden autonomen Bewegungen der Bohnenblätter und des Endblattes von Lourea (Hedysarum) vespertilionis [2]). An den Blättchen von Acacia lophantha konnte ich hingegen, obgleich die Versuchsanstellung kleine Lagenänderungen zu erkennen erlaubte, autonome Bewegungen nicht mit Sicherheit erkennen und gleiches negatives Resultat erhielt ich auch mit den Blättern von Siegesbekia flexuosa und Impatiens noli tangere, sowie mit den Blüthen von Leontodon hastilis. Es ist indess kaum daran zu zweifeln, dass auch an nutirenden Blattorganen autonome Bewegungen vorkommen, welche den stossweisen Aenderungen des Wachsthums [3]) entsprechen würden, die, theilweise wenigstens, spontan und nicht durch äussere Verhältnisse bedingt sein dürften. Vielleicht sind die von Lecoq [4]) angegebenen schnellen und ansehnlichen Bewegungen der Blätter von Colocasia esculenta autonomen Ursprungs [5]).

Die vollkommene Unabhängigkeit der autonomen und der täglichen periodischen Bewegungen ist bereits im Verlaufe dieser Abhandlung hervorgehoben worden. Wo jene nicht zu ausgiebig sind, da sind sie neben den Nachwirkungsbewegungen der Tagesperiode, wie am Endblatt von Hedysarum gyrans, deutlich zu erkennen, bei zu grosser Amplitude der spontanen Bewegungen kann aber, wie bei Trifolium und

---

1) Siehe p. 53.

2) An den Seitenblättchen dieser Pflanze sind die autonomen Bewegungen ziemlich langsam, wie schon Mirbel bemerkte (Elémens d. physiol. veget. et d. bot. 1815, Bd. I, p. 168). Nach den Bemerkungen dieses Autors dürften aber Hedysarum cuspidatum W. und H. laevigatum Nutt. ähnliche Blattbewegungen wie Hedysarum gyrans zeigen. — Autonome Bewegungen (oscillations de troisième ordre) fand Millardet (l. c. p. 29) am Hauptblattstiel von Mimosa pudica und Planchon (Bull. d. l. soc. bot. de France 1858, p. 470) an den Blättchen von Medicago sativa.

3) Vergl. Sachs, Lehrbuch IV. Aufl. p. 794.

4) Bullet. d. l. soc. botan. de France 1867, p. 153.

5) Ob die von Morren (siehe Sachs, Experimentalphysiol. p. 490) mit Zwischenpausen von 2—7 Minuten sich wiederholenden Bewegungen des Labellum's von Megaclinium falcatum mit oder ohne Wachsthum stattfinden, lasse ich dahin gestellt.

Oxalis, die Nachwirkung der täglichen periodischen Bewegungen ganz verdeckt werden.

Die autonomen Bewegungen sind, weil sie unter constanten äusseren Verhältnissen fortdauern, von solchen direct unabhängig und müssen eben als historisch gegeben hingenommen werden; zudem ist ja auch das Tempo der spontanen Bewegungen bei verschiedenen Pflanzen ungleich und derartig, dass es mit keinen sich täglich wiederholenden äusseren Verhältnissen in Beziehung gebracht werden kann. Die autonomen Bewegungen sind aber nicht durch Vorgänge bedingt, welche sich gleichzeitig in der ganzen Pflanze geltend machen, denn einmal fallen die spontanen Bewegungen verschiedener Blätter nicht zusammen und an den gedreiten Blättern von Oxalis kann die Bewegung der Blättchen eine gerade entgegengesetzte sein.

Die autonomen Bewegungen sind an Blattorganen verschiedener Pflanzen specifisch verschieden und werden bis zum Verschwinden gering. Die Ausgiebigkeit jener vermindert sich mit dem Alter der Blätter und ist natürlich auch von allen äusseren Agentien abhängig, welche den bewegungsfähigen Zustand verändern. Mit Verringerung der Amplitude scheint übrigens deren Zeitdauer vermehrt zu werden. So nimmt die Schwingungszeit der Seitenblättchen von Hedysarum gyrans nach Kabsch[1]) mit sinkender Temperatur zu und an den Blättchen von Oxalis Acetosella fand ich nach Verdunklung am ersten Tage die Zeitdauer einer Amplitude zu 1 bis $1^1/_2$ Stunden, am fünften Tage aber zu 3 bis $4^3/_4$ Stunden. Gleich nach Verdunklung geht nach Kabsch die Bewegung der Blättchen von Hedysarum gyrans in demselben Tempo wie zuvor weiter und nach meinen Beobachtungen sind am ersten Tage des Aufenthaltes im Dunklen die autonomen Bewegungen der Blättchen von Oxalis Acetosella und Trifolium pratense, wenn überhaupt, jedenfalls nur in geringem Grade schneller als am Licht[2]).

Die autonomen Bewegungen kommen zu Stande, indem gleichzeitig die Expansionsintensität in einer antagonistischen Hälfte zunimmt, während dieselbe in der anderen Gelenkhälfte abnimmt. Es folgt dieses daraus, dass die Biegungsfestigkeit der Gelenke während der autonomen Bewegungen, sofern die äusseren Verhältnisse constant

---

1) Botan. Zeitung 1861, p. 355.

2) Auch Millardet's Beobachtungen (l. c. p. 29) ergeben keine Beschleunigung der autonomen Bewegungen im Dunklen. — Wenn Humboldt (vergl. Dassen, Wiegmann's Archiv 1838, p. 346) an den Blättchen von Hedysarum gyrans Beschleunigung der Bewegungen im Dunklen fand, so dürfte dieses Resultat durch gleichzeitige Variation anderer äusserer Verhältnisse hervorgebracht worden sein.

sind, unverändert bleibt, was nicht der Fall sein könnte, wenn nicht in jeder antagonistischen Hälfte die bei einer Bewegung gewonnene Ausdehnungskraft wieder rückgängig gemacht würde. Nach früher mitgetheilten Versuchen [1]) entspräche die Kraft, mit welcher die autonomen Bewegungen der Endblättchen von Trifolium pratense ausgeführt werden, wenn jedesmal nur eine Gelenkhälfte an Expansionskraft gewänne, einem Druck von 0,6 bis 2 Atmosphären und da ein solches Blatt in einem Tage etwa 10 Amplituden durchläuft, so müsste die Biegungsfestigkeit jedenfalls in erheblicher Weise wachsen, wenn die spontanen Bewegungen nicht durch entgegengesetzte Expansionsänderungen in den antagonistischen Gelenkhälften zu Stande kämen; thatsächlich blieb aber die nach Brücke'scher Methode gemessene Winkeldifferenz bei mehrtägigem Aufenthalt im Dunklen dieselbe. Dass faktisch die Expansionskraft der Gelenkhälften spontanen Schwankungen unterworfen ist, ergibt das Verhalten einseitig operirter Gelenke. Bei Phaseolus vulgaris bemerkte ich nach Entfernung des Gegenparts, sowohl in der oberen, als in der unteren Gelenkhälfte, abwechselnde Zunahme und Abnahme der Expansionskraft in ungefähr gleichem Tempo, wie es bei den autonomen Blattbewegungen dieser Pflanze eingehalten wird [2]). Freilich wird damit nur sehr wahrscheinlich, was durch die constante Biegungsfestigkeit direct erwiesen ist, dass nämlich die Expansionsänderungen in den antagonistischen Gelenkhälften gleichzeitig im entgegengesetzten Sinne thätig sind. In den auf Taf. IV *B* dargestellten Versuchen mit Phaseolus sind übrigens die autonomen Bewegungen auffallend gering, während sie bei anderen Experimenten wohl die dreifache Amplitude erreichten.

Wenn autonome und andere Bewegungen gleichzeitig angestrebt werden, so sind die thatsächlich ausgeführten Bewegungen natürlich nur die Resultirende der Componenten und demgemäss werden die autonomen Bewegungen, wenn auch etwas modificirt, doch im Wesentlichen fortgesetzt werden können, wenn sie mit relativ grosser Intensität vor sich gehen. So ist es bei Trifolium pratense beim Zusammentreffen der spontanen Bewegungen und der Nachwirkungen der täglichen periodischen Bewegungen und ebenso sind schwache paratonische Wirkungen nicht im Stande, die autonomen Bewegungen dieser Blätter aufzuhalten. Wirkt diesen aber eine ansehnlichere Helligkeitsschwankung entgegen, so werden die spontanen Bewegungen sogleich verlangsamt

1) Siehe p. 110.
2) Siehe p. 85.

und nach kürzerer Zeit wird die durch den paratonischen Einfluss bedingte Bewegung eingeschlagen.

Die inneren Vorgänge welche zunächst der Expansionsänderung zu Grunde liegen, könnten natürlich dieselben, wie bei anderweitig hervorgerufenen Expansionsänderungen sein. Ob dieses der Fall, und welcher Art die Vorgänge sind, welche die Ausdehnungskraft der Zellen spontan zunehmen und abnehmen machen, darüber vermag ich nichts sicheres zu sagen.

X. Anatomische Verhältnisse.

Die Gelenke stimmen darin überein, dass ein mehr oder weniger axil gelegener Gefässbündelcomplex von Parenchym umgeben ist, ausserdem aber zeigen sie keine anatomischen Merkmale, welche in Beziehung zu den nach bestimmter Richtung vor sich gehenden Bewegungen zu bringen wären. Die ungleich schnelle Zunahme der Expansion ist eben in physiologischen Eigenthümlichkeiten begründet, damit aber Bewegung zu Stande kommt, dürfen natürlich keine mechanischen Hindernisse im Wege stehen, wie sie z. B. durch zu grosse Widerstandsfähigkeit der Membranen oder durch geeignete Vertheilung von Gefässbündeln in dem Gelenke gegeben sein könnten. Unter solchen Umständen hat die Kenntniss anatomischer Details für uns kein Interesse und beschränke ich mich hier auf einige allgemeine Angaben.

Der das Gelenk durchziehende Gefässbündelcomplex entsteht durch Vereinigung einiger Bündel und schliesst entweder Mark ein, wie bei Robinia, oder solches fehlt ganz, wie bei Mimosa pudica. Wie bei letzterer Pflanze können die Elementarorgane des Gefässbündels sehr verdickt sein, müssen aber jedenfalls eine solche Beschaffenheit besitzen, dass sie die Verlängerung, resp. Verkürzung gestatten, welche bei der Krümmung der Gelenke alle oberhalb oder unterhalb der neutralen Ebene liegenden Schichten erfahren. In wie weit hierbei rein elastische Dehnung, Formänderung der Zellen und Imbibitionsverhältnisse der Membranen [1]) im Spiele sind, kann ich nicht entscheiden und hat dieses auch für uns kein besonderes Interesse.

Der Querschnitt des Gefässbündels und ebenso des Gefässbündelcomplexes, ist keineswegs immer kreisförmig; so sind z. B. die Blattgelenke von Portulaca oleracea ziemlich flachgedrückt. Die Mächtigkeit der antagonistischen Parenchymgewebe wird sowohl gleich, als un-

1) Vergl. Nägeli und Schwendener, Mikroskop 1867, p. 405 ff.

gleich gefunden; im letzteren Falle kann aber bei verschiedenen Pflanzen dieselbe Wulsthälfte am mächtigsten entwickelt sein, wenn sich auch die Gelenke bei den täglichen Bewegungen in gerade entgegengesetzter Weise krümmen. So ist z. B. in den Blattstiel- und Blattgelenken von Phaseolus vulgaris die Parenchymschicht auf der unteren Seite der Gelenke ein wenig ansehnlicher, die Blattstiele erheben sich aber des Abends, während die Blätter sich senken. Ebenso kann die Dicke der Zellwände in den antagonistischen Hälften gleich oder ungleich sein, ohne dass sich im letzteren Falle eine Beziehung zur Bewegungsrichtung ergäbe. Ratchinsky's [1]) Angabe, dass bei sich Abends senkenden Blättern die Parenchymwandungen der oberen Gelenkhälfte, bei sich Abends erhebenden Blättern umgekehrt die Wandungen in der unteren Gelenkhälfte dicker seien, ist einfach unrichtig.

In den äusseren Parenchymschichten der Gelenke können Intercellularräume fehlen, welche indess, in allen mir bekannten Fällen, wenigstens in dem das Gefässbündel zunächst umgebenden Parenchym vorhanden, wenn auch, wie bei Oxalis Acetosella von sehr geringer Grösse sind. Sowohl in der Form der Intercellularräume, wie auch der Zellen, können beide Gelenkhälften übereinstimmen, doch ist zu beachten, dass durch die, mit der Bewegung vor sich gehenden Compression, die Gestalt der Zellen sich ändert [2]). In wie weit der Gehalt endosmotisch wirksamer Stoffe in dem Gelenkparenchym verschieden ist, kann ich nicht beurtheilen, denn wenn auch der Zellinhalt bei Mimosa pudica und Robinia Pseudacacia reichlich Kupferoxyd reducirende Stoffe enthält, welche in den Gelenken von Phaseolus fast fehlen, so können deshalb doch in diesem andere, Kupferoxyd nicht reducirende Körper vorhanden sein.

Die Nutationsbewegungen werden entweder im Blattstiel oder in der Lamina oder in beiden gleichzeitig ausgeführt. Im ersteren Fall kann ein Gefässbündelcomplex ähnlich wie in Gelenken vorhanden oder auch die Gefässbündel können auf dem Querschnitt in anderer Weise vertheilt sein, da ja dieselben hier bei den Bewegungen mitwachsen und deshalb diesen kein absolutes Hemmniss entgegensetzen. In der Lamina der Laubblätter und in den Blumenblättern sind eine Anzahl in einer Ebene angeordnete Gefässbündel beiderseitig von Parenchym umgeben. Bei solcher Anordnung würden auch Variationsbewegungen ausgeführt werden können, doch ist mir kein Fall dieser Art bekannt. Endlich kommen auch Nutationsbewegungen in der Blüthenröhre der Compositen durch ungleich schnelles Wachsthum in

1) Annal. d. scienc. naturell. IV. ser. Bd. IX, p. 183.
2) Vergl. meine Physiol. Untersuchungen p. 71.

den antagonistischen Röhrenhälften zu Stande [1]). — Ein Zusammenhang zwischen bestimmten anatomischen Verhältnissen und der Bewegungsrichtung ist in den Nutationszonen so wenig, als in Gelenken zu erkennen und auch hier sind die Angaben Ratchinsky's [2]), welcher in Vertheilung des Parenchyms einen solchen Zusammenhang zu finden glaubte, theilweise unrichtig.

XI. Habituelles.

Für nutirende Blätter sind mir nur einfache Hebung und Senkung bekannt, während in den Gelenken ausser dieser periodischen Bewegung auch Drehungen um die eigene Achse zu Stande kommen. Die Blättchen von Acacia lophantha und Mimosa pudica sind Tags horizontal ausgebreitet und mehr oder weniger senkrecht gegen den Blattstiel gestellt, in der Nachtstellung aber bilden sie mit diesen einen nach vorn geöffneten spitzen Winkel von etwa 20 bis 40 Grad und liegen dabei mit den parallel gestellten Oberflächen aneinander (Fig. 4 p. 48). Letzteres könnte ohne Drehung nur möglich sein, wenn die Blättchen in Tag- und Nachtstellung denselben Winkel mit dem Blattstiel bildeten, denn lässt man sich die Blättchen in der Horizontalebene, welche sie in Tagstellung einnehmen, so durch Verlängerung einer seitlichen Gelenkhälfte bewegen, dass sie mit dem Blattstiel parallel gerichtet werden, so müssen sie, um sich mit ihren Oberflächen aneinander zu legen, eine Drehung von 90 Grad ausführen. Die zu gleichem Zwecke nöthige Drehung wird, wie man leicht einsieht, um so geringer, je weniger der Neigungswinkel zwischen Blattstiel und Blättchen in Tag- und Nachtstellung dieser variirt und bei Gleichheit dieser Neigungswinkel ist eine Torsion im Gelenke überhaupt nicht mehr nöthig [3]).

Eine noch weiter gehende Drehung zeigen die Blättchen von Phyllanthus Niruri L. Am Tage sind diese Blätter horizontal ausgebreitet und stehen entweder senkrecht auf dem horizontal angenommenen Stengel [4]) oder bilden mit diesem einen bis zu 50 Grad gehenden, nach vorn geöffneten Winkel. Am Abend bewegen sich die Blättchen ab-

1) Vergl. meine Physiol. Untersuchungen p. 172.
2) L. c., p. 181.
3) Vgl. auch Brücke, Müller's Archiv 1858, p. 449.
4) Ich habe der Einfachheit halber hier horizontal gestellte Stengel im Auge, doch gilt gleiches auch, mit entsprechender Modification, für die gegen den Horizont geneigten Stengeltheile.

wärts, legen sich aber nicht mit ihrer Rückenfläche, sondern ihrer Vorderfläche aufeinander, während sich der Neigungswinkel gegen einen horizontal gestellten Stengel auf 30 bis 50 Grad verkleinert. Würden gegen den Stengel vertical gerichtete Blättchen sich in einer gegen jenen senkrechten Ebene abwärts bewegen, so müsste, damit die Vorderflächen aufeinander zu liegen kommen, eine Drehung von 180 Grad ausgeführt werden. Vermindert sich der Neigungswinkel zwischen Blatt und horizontalem Stengel, so wird die fragliche Drehung entsprechend geringer sein müssen, indem die Blättchen von Phyllanthus die Torsion auf dem kürzesten Wege ausführen. Diese Drehung ist an dem Verlauf der Zellreihen der Epidermis am Gelenke leicht zu erkennen, sie geschieht so, dass diese Zellreihen in der Nachtstellung der Gelenkachse ziemlich parallel, in der Tagstellung gegen diese geneigt sind.

Drehungen, wie sie für Acacia und Phyllanthus beschrieben wurden, kommen namentlich an den Blättchen von Fiederblättern ziemlich häufig vor und die Drehung kann an den Blättchen, welche derselben Seite des Blattstieles inserirt sind, nach entgegengesetzter Richtung ausgeführt werden, indem Wistaria sinensis nach Royer Abends ihre Blättchen senkt und gleichzeitig an der Spitze des Blattstiels nach vorn, an dessen Basis nach hinten richtet. Gelegentlich werden geringere Drehungen auch von Blättchen ausgeführt, welchen solche normalerweise nicht zukommen, wie ich solches z. B. bei Lourea vespertilionis und Trifolium pratense beobachtete.

Bei Blättern, welche sich an den Stengel oder gegeneinander anpressen, wird, mechanischer Hindernisse halber, die angestrebte Bewegung nicht ausgeführt, wie ich dieses schon für Acacia und Mimosa früher erörterte[1]). Diese Verhältnisse, wie die Herabsetzung der Amplitude mit Verminderung der Bewegungsfähigkeit, sind auch bezüglich des Aeusserlichen der Bewegungsvorgänge zu beachten. Ebenso mache ich noch darauf aufmerksam, dass den Blättern, namentlich den nutirenden, sehr gewöhnlich mit dem Alter eine tiefere Stellung als Gleichgewichtslage zukommt, und auch aus diesem Grunde ältere Blätter sich nicht so weit, wie in jugendlicherem Alter, erheben[2]).

Auf diese, das Aeusserliche betreffende Bemerkungen, beschränke ich mich, da es nicht in meiner Absicht liegt, eine auf habituelle Eigen-

---

1) Siehe p. 48.

2) Die Blätter nähern sich keineswegs immer in Nachtstellung der Knospenlage, wie z. B. Meyen (Physiologie III, p. 477) glaubt.

thümlichkeiten gegründete Uebersicht der sich periodisch bewegenden Blattorgane zu geben [1]).

XII. Verbreitung der periodischen Bewegungen.

Es lag nicht in meinem Plane nach der Verbreitung periodischer Bewegungen besonders zu suchen und so soll auch hier nur ein Hinweis auf das mir durch Literatur und beiläufige Beobachtung Bekannte gegeben werden.

Variationsbewegungen sind allgemein verbreitet bei Pflanzen aus der Ordnung der Leguminosen und der Familie der Oxalideen. Keineswegs kommen aber immer allen Pflanzen einer Familie Variationsbewegungen zu, wie uns die Familie der Euphorbiaceen zeigt, indem Phyllanthus Gelenke besitzt, welche Euphorbia u. a. fehlen, deren Blätter aber Nutationsbewegungen ausführen können und unter den Rhizocarpeen hat allein Marsilia Blattgelenke. Wenn nun bei Porliera (Zygophylleae) und bei Portulaca (Portulaceae), die Blätter Variationsbewegungen ausführen, so muss auch hier dahingestellt bleiben, ob solches bei allen Genera dieser Familien zutrifft. Dieses gilt auch bezüglich der Myrtaceen und Thymeleen, aus welchen Familien nach Bouché [2]) Arten von Melaleuca und Pimelia periodische Bewegungen zukommen, die wohl Variationsbewegungen sein dürften. Letzteres ist ohne Frage auch bei Dionaea muscipula der Fall, welche nach Meyen [3]) Abends die Blattlappen, wie nach einer Reizung zusammenlegt und vielleicht sind auch die in Gelenken der Blätter mancher Scitamineen ausgeführten Bewegungen Variationsbewegungen. Ob die Bewegungen des Deckels am Blatte von Nepenthes [4]), des Labellums von Megaclinium und der Griffelsäule von Stylidium [5]) Variations- oder Nutationsbewegungen sind, muss ich dahin gestellt sein lassen.

Linné [6]) hat die Bewegung mit und ohne Gelenke nicht getrennt, was zuerst von Dassen [7]) geschah. Uebrigens sind bei Linné als

1) Solche Uebersichten sind von Linné (Vgl. De Candolle, Pflanzenphysiologie übers. von Röper p. 630) und von Dassen (vergl. Meyen, Pflanzenphysiologie Bd. III, p. 476) geliefert worden.

2) Botan. Zeitung 1874, p. 359.

3) Pflanzenphysiologie Bd. III, p. 545.

4) De Candolle, Pflanzenphysiologie übersetzt von Röper 1835, Bd. II p. 654.

5) Unger, Anatomie u. Physiologie 1855, p. 417.

6) Somnus plantarum, in Amoenitates academicae IV, p. 333.

7) Tijdschrift vor Naturlijke Geschiedenis en Physiologie 1837, IV, p. 127.

schlafende Pflanzen viele verzeichnet[1]), welche Nutationsbewegungen ausführen und da sowohl Dassen, als neuerdings noch Batalin[2]) zahlreiche Beispiele aufführen, so habe ich keinen Grund diese noch zu vermehren. Vielleicht kommen tägliche periodische Nutationsbewegungen, wenn auch oft in minimalem Maasse, der Mehrzahl junger Blätter zu. Ueber die Verbreitung der Nutationsbewegungen der Blüthen habe ich bei anderer Gelegenheit berichtet[3]).

Meine Untersuchungen haben sich nur auf Laub- und Blüthenblätter erstreckt, jedoch kommen auch anderen Blattorganen der Blüthe periodische Bewegungen zu, wie denn Morren[4]) solche für die Staubfäden von Sparmannia angibt. Die periodischen Bewegungen sind aber nicht auf Blattorgane beschränkt, sondern kommen auch an Achsenorganen vor. Autonomen Bewegungen der Blattorgane entsprechen z. B. die spontanen Nutationen von Blüthenschäften und von Schlingpflanzen und nach Linné und Treviranus[5]) nehmen die Blüthenstiele mancher Pflanzen Abends eine andere Stellung ein, führen also tägliche periodische Bewegungen aus. Ich habe diese Angaben nicht geprüft, indess kann man von vornherein erwarten, dass auch manchen Achsenorganen tägliche periodische Bewegungen zukommen, die ja eintreten werden, wenn sich die nächtliche Wachsthumsbeschleunigung nicht gleich schnell auf allen Seiten des Stengels geltend macht. Die Variationsbewegungen ausführenden Organe sind, soweit bekannt, in morphologischem Sinne Blattgebilde, doch ist es ja sehr wohl möglich, dass auch Achsenorgane gefunden werden, in welchen derartige Bewegungen zu Stande kommen.

Ob alle auf Reiz reagirende Pflanzentheile sich auch periodisch bewegen, muss ich fraglich lassen. Nach Nitschke[6]) sollen sich an den reizbaren Blättern von Drosera keine täglichen periodischen Bewegungen finden und solche sind an den Staubfäden von Cynara, wenn überhaupt vorhanden, jedenfalls nicht ansehnlich.

---

1) Die Blätter, welche auf Grund der habituellen Erscheinung bei der Nachtstellung von Linné folia conniventia, nicludentia, circumsepientia und munientia genannt wurden, gehören meist hierher.

2) Flora 1873, p. 437.

3) Meine Physiol. Untersuchungen p. 211.

4) Réch. s. l. mouvement du Sparmannia in Mém. d. l'Acad. d. Bruxelles 1841, p. 20 d. Separatabdruckes.

5) Physiologie 1838, Bd. II, p. 752.

6) Botan. Zeitung 1860, p. 247.

XIII. Historisches.

Bei Darlegung meiner eigenen Untersuchungen sind die wesentlichen der von anderen Forschern gewonnenen Resultate hervorgehoben worden und wie dort, ist es auch hier nicht meine Absicht alle die zahlreichen Angaben über periodische Bewegung der Blattorgane zu sammeln. Viele dieser Angaben beziehen sich ohnehin nur auf Aeusserlichkeiten und die älteren Versuche Mechanik und Ursachen der Blattbewegungen zu erklären, sind zum guten Theil so vage Vermuthungen, dass es sich nicht lohnt diese alle und deren Autoren namhaft zu machen.

Schon Plinius [1]) erwähnt, dass die Blätter des Klees sich bei nahendem Unwetter schliessen und vielleicht war es ihm auch nicht unbekannt, dass sich Stellungsänderungen der Blätter täglich wiederholen. Dann geschieht aber erst wieder im 13. Jahrhundert der Stellungsänderung der Blätter durch Albertus Magnus [2]) Erwähnung und unabhängig entdeckten im 16. Jahrhundert Valerius Cordus und Garcias de Horto [3]) die täglichen periodischen Bewegungen an den Fiederblättchen einiger Leguminosen. Erst durch Linné [4]) aber wurden diese, als Pflanzenschlaf bezeichneten Bewegungen und ihre grössere Verbreitung an Blüthen und Blättern allgemeiner bekannt.

Der Ursprung der periodischen Bewegungen wurde, seitdem man überhaupt auf Erklärungen ausging, in äusseren Verhältnissen, wie in Licht, Wärme und Feuchtigkeit gesucht, oder auf unbekannte innere Ursachen geschoben. Den täglichen Beleuchtungswechsel sprach Hill [5]) als Veranlassung der Schlafbewegungen der Pflanzenblätter an, weil er fand, dass Blätter, nach einer am Tage vorgenommenen Verdunklung, gleiche Stellung wie am Abend einnahmen. Letzteres sah auch Zinn [6]), welcher aber mit Recht bemerkt, dass der tägliche Beleuchtungswechsel nicht ohne weiteres zur Erklärung des Blätterschlafes ausreiche, indem ja die Blätter im Dunklen gehaltener Pflanzen Abends dennoch Nacht-

---

1) Hist. natural. Lib. XVIII, Cap. 35.

2) Nach E. Meyer, Linnaea Bd. X, p. 641.

3) Vergl. De Candolle, Pflanzenphysiologie übers. von Röper, Bd. II, p. 628.

4) Philosophia botanica 1751, p. 274 und Somnus plantarum 1755 in Amoenitat. academicae Bd. IV, p. 333 ff.

5) Der Schlaf der Pflanzen u. s. w., deutsche Uebersetzung 1776, p. 41. Das Original erschien 1757.

6) Hamburgisches Magazin 1759, Bd 22, Stück 1, p. 40—50.

stellung einnehmen [1]) und dieses geschah, wie unser Autor fand, auch dann, wenn die Pflanzen gegen Abend an helleres Licht kamen. Da Zinn ferner fand, dass Temperaturwechsel nicht die Ursache der täglichen Bewegungen der Blättchen von Mimosa virgata war, so nahm er als Grund der Bewegungen unbekannte innere Ursachen an. Dass der Beleuchtungswechsel in irgend einer Beziehung zu den täglichen periodischen Bewegungen steht, wurde erst von De Candolle durch die mit künstlicher Beleuchtung erhaltenen Erfolge bewiesen, doch musste dieser Forscher es fraglich lassen, ob das Licht nur Regulator erblicher Bewegungen oder allein bedingende Ursache sei, welche letztere Ansicht fernerhin die geläufige wurde [2]). Bei De Candolle, und auch in der späteren Literatur sind die paratonischen, die täglichen und die autonomen Bewegungen nicht oder ungenügend auseinandergehalten worden, bis Sachs zeigte, dass diese Bewegungen scharf getrennt werden müssen.

Die Ansichten über die Beziehung zwischen Beleuchtungswechsel und den täglichen Bewegungen der Blätter entwickelten sich nicht in so glatter Weise, wie sie die obige Skizze vorführt. Wie schon von Ray (1686), Camerarius (1688) [3]) und Mustel (1781) [4]) Wärmeverhältnisse als Ursache des Schlafes der Blätter angesprochen waren, so vertheidigte in späterer Zeit u. a. Hoffmann ungerechtfertigterweise die gleiche Ansicht für alle Blattorgane und als ich die »Untersuchungen über Oeffnen und Schliessen der Blüthen« aufnahm, war die Bedeutung der Temperaturschwankungen für die Bewegung verschiedener Blüthen noch nicht aufgehellt.

Schwankung der atmosphärischen Feuchtigkeit ist nur in älterer Zeit mit Entschiedenheit als Ursache der Blattbewegungen angesprochen worden, so von Parent [5]) und Bonnet [6]), deren Ansichten darin übereinkommen, dass die eine Seite eines Pflanzentheiles, weil sie mehr Feuchtigkeit aufnehme, sich schneller ausdehne als die andere. Immerhin liegen solcher Auffassung wenigstens noch gesundere Anschauungen zu Grunde, als etwa der Meinung, Spiralgefässe möchten Ursache der periodischen Bewegung sein, wie sie z. B. Schrank [7]) aussprach,

1) Dieses wurde zuerst von de Mairan (Histoire de l'Academie 1729, p. 35), dann von du Fay (ibid. 1736, p. 88), weiterhin auch von Duhamel beobachtet.

2) Diese Abhandlung p. 30.

3) Vergl. Treviranus Physiologie Bd. II, p. 754.

4) Vergl. De Candolle, Pflanzenphysiologie übersetzt von Röper, Bd. II, p. 638.

5) Histoire de l'Academie 1711.

6) Untersuchungen über den Nutzen d. Blätter deutsch von Arnold 1762, p. 75.

7) Pflanzenschlaf 1792. Citirt nach Treviranus Physiologie II, p. 756.

oder der Vergleichung des sog. Schlafes der Pflanzenblätter mit dem Schlafe der Thiere, der wir in extremster Weise bei E. Meyer [1]) begegnen.

Nachdem durch die zuerst von Lindsay [2]) unternommene einseitige Operation von Gelenken ein Antagonismus zwischen den Gelenkhälften festgestellt war, neigten verschiedene Forscher zunächst noch der Ansicht zu, es möchte in dem Gelenkparenchym schon eine Ursache der Krümmung liegen, Treviranus [3]) aber hielt dafür, dass nur die Spannung zwischen sich verlängerndem Parenchym und dem inactiven Gefässbündel die Krümmung im Gelenke bedinge, eine Ansicht die von Brücke entschieden vertreten wurde. Dass aber nicht alle periodischen Bewegungen durch vorübergehende Verlängerung von Gewebecomplexen zu Stande kommen, wurde von mir an Blüthen gezeigt, welche sich in Folge ungleicher Beschleunigung des Wachsthums in den antagonistischen Geweben bewegen.

Die der wechselnden Expansion in den den Bewegungsorganen zu Grunde liegenden inneren Vorgänge sind zur Zeit noch nicht aufgeklärt und so genügt auch hier die Bemerkung, dass die einen (Dutrochet's ältere Ansicht, Brücke) in hydrostatischem Druck, die anderen (Hofmeister u. a.) in Imbibitionsverhältnissen der Zellhaut die innere Ursache der Bewegungsvorgänge suchen.

Nachdem im Vorigen die hauptsächlichsten Ansichten älterer Autoren kurz erwähnt und die Hauptmomente in der Entwicklung unserer Kenntniss der periodischen Bewegungen gekennzeichnet sind, wende ich mich nun einer Uebersicht der wesentlichsten Arbeiten zu. Diese beginnen erst mit De Candolle's [4]) Untersuchungen, deren Bedeutung, wie schon erwähnt wurde, darin besteht, dass sie eine bestimmte Beziehung des Beleuchtungswechsels zu den täglichen periodischen Bewegungen der Blattorgane sicher stellten.

Die an Mimosa pudica gewonnenen Erfahrungen leiteten Dutrochet [5]) wesentlich bei seinem ersten Eingehen auf die Bewegung der Blätter (mit Gelenken) und Blüthen. Gestützt auf die bei Lichtentziehung endlich eintretende Dunkelstarre von Mimosa pudica unterscheidet unser

---

1) Ueber den Pflanzenschlaf, Vorträge aus dem Gebiete d. Naturwissenschaften u. Oeconomie 1834, p. 127 ff.

2) Vgl. meine Physiol. Untersuchungen p. 3.

3) Zeitschrift für Physiologie 1824, Bd. I, p. 175.

4) Mémoir. présentés par diverses savans 1806, Bd. I, p. 337 ff. — Vergl. diese Abhandlung p. 30.

5) Réch. anatom. et physiolog. sur la structure intime d. animaux et d. végétaux 1824, p. 134 ff.

Autor für die sich periodisch bewegenden Blattorgane eine doppelte Wirkung des Lichtes; dieses habe nämlich einmal die Empfindlichkeit wieder herzustellen und sei ausserdem auch Bewegungsursache. Soweit würde diese Anschauung der Bedeutung der Beleuchtung für Phototonus und für periodische Bewegungen entsprechen, die weiteren Ansichten Dutrochet's über Beziehung zwischen Licht und Bewegung sind aber in bedenklicher Weise unklar. Die nächtliche Stellung soll durch Verminderung des empfindlichen Zustandes, ebenso wie die Reizbewegung von Mimosa, zu Stande kommen, welche beide Bewegungsarten sich nur durch die Schnelligkeit unterscheiden sollen, mit welcher der empfindliche Zustand consumirt werde. Da nun das Licht auch den empfindlichen Zustand zerstöre, so könne des Tags Schlafstellung herbeigeführt werden, wenn die Zerstörung jenes ansehnlicher, als seine Regeneration durch das Licht, fortschreite. Als ein schlecht gewähltes Beispiel werden die sich Abends öffnenden (bekanntlich aber ephemeren) Blüthen von Mirabilis Jalapa angeführt. — Waren auch die ersten Ansichten Dutrochet's über die mechanischen Krümmungsursachen der Gelenke nicht ganz klar, so kamen sie doch der Wahrheit nahe, von der sich die spätere überaus unklare Annahme so weit entfernt, welche durch Oxygenation der Gefässbündel Nachtstellung, durch endosmotische Wirkung des Parenchyms Tagstellung zu Stande kommen lässt [1]).

Dassen [2]) unterschied zuerst die in Gelenken und ohne solche stattfindenden Bewegungen, war jedoch offenbar nur durch die habituelle Eigenthümlichkeit der Bewegungszone hierzu veranlasst. Wie sich Dassen das Zustandekommen der periodischen Bewegungen denkt, ist mir nicht klar geworden. Unsere Nutationsbewegungen kämen, so bemerkt der genannte Autor, durch den gewöhnlichen Gang der Vegatation zu Stande, was eigentlich nichts sagen will, und bezüglich der Variationsbewegungen scheint es mir, als wenn Dassen eine erbliche Bewegungsursache annähme, welche von äusseren Verhältnissen beeinflusst werde. Hier kommt unser Autor aber zu dem un-

---

1) Mémoir. pour servir a l'histoire d. végétaux et d. animaux. Brüsseler Ausgabe 1837, p. 238 ff. — Vergl. meine Physiol. Unters. p. 5.

2) Ueber die Bewegungen der Pflanzen in Wiegmann's Archiv für Naturgeschichte 1838, IV Jhrg., Bd. I p. 214 ff. Ich kenne nur dieses Referat, das Original befindet sich in Naturk. Verhandeling. v. d. Hollandsche Maatschappij d. Wetenschapen te Harlem 1836. — 2. Onderzoek angaande de Bladbewegingen etc. in Tijdschrift v. Natuurlijke Geschiedenis en Physiologie 1837, IV p. 127 ff. (Kurzes Referat in Wiegmann's Archiv IV, 2, p. 159). Diese zweite Abhandlung beschäftigt sich nur mit den ohne Gelenke sich bewegenden Blättern, welche in der ersten Abhandlung nicht berücksichtigt sind.

richtigen Schluss, dass Licht nur in geringem Grade, Wärme und namentlich Feuchtigkeit ansehnlicher auf die Bewegungen influiren. Die täglichen und die auf Reiz erfolgenden Bewegungen, wie auch die autonomen Bewegungen der Blättchen von Hedysarum werden ausdrücklich für gleich und nur zeitlich verschieden erklärt. — Die Bewegung in den Gelenken kommt nach Dassen durch Uebertritt der Säfte aus einer in die andere Hälfte zu Stande.

Meyen [1]) stellte, sowohl mit Laubblättern als mit Blüthen, eine Anzahl von Versuchen in künstlicher Beleuchtung und zwar durchweg mit besserem Erfolg als De Candolle an, indem in allen Versuchen, wenn Nachts beleuchtet und Tags verdunkelt wurde, die Umkehrung der täglichen Bewegungen gelang. Auch einseitige Operationen wurden von Meyen ausgeführt und die Fortdauer der periodischen Bewegungen in jeder einzelnen Gelenkhälfte von Mimosa pudica constatirt. Doch fehlt unserem Autor über die Bedeutung des Antagonismus in den Gelenkhälften und überhaupt über den Bewegungsmechanismus eine klare Auffassung.

Brücke [2]) war es vorbehalten an Mimosa pudica zu zeigen, dass die bis dahin miteinander verwechselten, auf Reiz und am Abend erfolgenden Bewegungen nur habituell übereinstimmen, übrigens durchaus verschieden sind. Ferner erkannte dieser Forscher mit vollkommener Klarheit, dass die Bewegungen durch ungleiche Aenderung der Ausdehnungskraft in den Schwellgeweben, bei gleichzeitigem Widerstand des Gefässbündels, zu Stande kommen [3]). Die wahrscheinlichste Ursache der Expansionsänderung scheint unserem Verfasser die ungleiche Turgescenz der Zellen am Tage und in der Nacht zu sein.

Hoffmann [4]) beschäftigte sich mit dem Einfluss äusserer Verhältnisse auf die Blattbewegungen und kommt zu dem unrichtigen Resultate, dass die täglichen Bewegungen von Laubblättern und Blüthen wesentlich nur durch Wärme zu Stande gebracht werden und die Sonnenstrahlen nur durch Erwärmung wirken. Die an Laubblättern, namentlich an Oxalis und Mimosa angestellten Versuche, berechtigen übrigens nicht zu einem solchen Schluss und sind auch mit dem wahren Sachverhalt nicht in Einklang zu bringen. Bei Interpretation der Experimente ist z. B. einigemal vernachlässigt, dass Mimosa bei niederer Temperatur

1) Pflanzenphysiologie 1839, Bd. III, p. 480 ff.

2) Müller's Archiv für Anatomie u. Physiologie 1848, p. 447 ff.

3) Dieses ist auch klar ausgesprochen bei H. v. Mohl, Vegetabilische Zelle 1851, p. 146.

4) Annal. d. scienc. naturell. 1850, III ser., p. 310 ff. — Mir steht nur diese Uebersetzung zu Gebote.

starr wird, und in andern Fällen ist die Wirkung excessiver Temperatur und Beleuchtung auf die Blättchen von Oxalis zu unrichtigen Schlussfolgerungen verwandt worden.

Schon Dutrochet und v. Mohl erkannten, dass sich die Bewegungsrichtung nicht aus anatomischen Verhältnissen erklären lasse und wenn Ratchinsky [1]) solches später ungerechtfertigterweise darzuthun versuchte, so ist doch schon bemerkt, dass die bezüglichen anatomischen Angaben theilweise gar nicht richtig sind [2]). Die weitere Ansicht dieses Autors, das Licht mache das dünnwandige Parenchym, indem es chemische Vorgänge bewirke, turgescenter und rufe so die Tagstellung der Blätter hervor, ist eine auf gut Glück und ohne gehörige Sachkenntniss hingeworfene Idee.

Cohn [3]) erkannte zuerst, dass intensive Beleuchtung die Blättchen von Oxalis in eine der Nachtstellung habituell gleichende Lage bringt. Die Beobachtung, dass sich die Blättchen der genannten Pflanze im Dunklen nach Erreichung der Nachtstellung nicht weiter bewegten, dürfte wohl in dem zuweilen sehr schnellen Eintritt der Dunkelstarre ihre Erklärung finden.

Sachs [4]) hatte in einer früheren Arbeit wesentlich den Mechanismus der Gelenkbewegungen im Auge und neigte der Ansicht zu, dass, während die eine antagonistische Hälfte an Expansion zunehme, die andere an Ausdehnungskraft verliere. Weiterhin [5]) wurde von diesem Forscher die Beziehung der von Aussen influirenden Agentien zu den Bewegungsvorgängen kritisch gesichtet und klar gelegt. Der bewegliche und starre Zustand, sowie die autonomen, paratonischen und täglichen periodischen Bewegungen wurden hier zum erstenmale scharf auseinandergehalten. Die Tagesperiode der Blattbewegungen sieht Sachs als eine durch Beleuchtungswechsel regulirte historisch gegebene periodische Bewegung an.

Hofmeister [6]), welcher sich bezüglich der Beziehung äusserer Verhältnisse zu den periodischen Bewegungen an Sachs anschliesst, zeigte, wie an Tulpenblüthen auch Temperaturschwankungen Bewegungen hervorrufen können. Als innere Ursache der Spannungsänderung nimmt Hofmeister hier, wie überhaupt, Veränderungen in den

---

1) Annal. d. scienc. naturell. 1858, IV ser., Bd. IX, p. 164 ff.
2) Diese Abhandlung p. 158.
3) Verhandlungen d. schles. Gesellschaft f. vaterl. Cultur 1859, p. 57.
4) Botan. Zeitung 1857, Nr. 46 u. 47.
5) Flora 1863, Nr. 29—32.
6) Flora 1862, p. 515 ff. — Pflanzenzelle 1867, § 38.

Imbibitionszuständen der Zellwand an und zwar sollen die Bewegungen zu Stande kommen, indem das Ausdehnungsstreben eines Gewebecomplexes wächst, während die Expansion in dem antagonistischen Complexe abnimmt oder constant bleibt. Im wesentlichen betrachtet Hofmeister die Expansionsänderung in den Gelenken als einen speciellen Fall der von ihm entdeckten Gewebespannung, was weiterhin seine Bestätigung auch darin fand, dass, wie von Kraus [1]) und von Millardet [2]) dargethan wurde, periodische Aenderungen der Gewebespannung sich gleichzeitig in Achsenorganen und in Blattgelenken geltend machen.

Die von Millardet (l. c.) zur Beurtheilung der in den Blattstielgelenken herrschenden Gewebespannung angewandte Methode, welche einfach in Feststellung der Lagenänderungen des Blattstieles besteht, kann übrigens nur eine Aenderung in der Relation der Expansionskraft der beiden antagonistischen Hälften angeben, vermag aber über die Aenderung der Gesammtspannung im Gelenke nichts auszusagen, welche letztere z. B. dieselbe bleibt, wenn die Blattbewegungen im Finstern fortgesetzt werden. Auch hätte der, freilich wesentlich zutreffende Schluss, die Expansion ändere sich gleichsinnig und gleichzeitig in den antagonistischen Gelenkhälften, wie ich schon früher zeigte [3]), aus den vorliegenden Thatsachen eigentlich nicht abgeleitet werden können. Sehr verdienstvoll ist in Millardet's Arbeit die genaue Feststellung der periodischen Bewegungen des Hauptblattstieles, dessen Tagesperiode freilich, wie ich nachwiess, Resultirende einiger Componenten ist und deshalb thatsächlich auch nicht mit dem vom Lichtwechsel allein abhängigen periodischen Gang des Wachsthums, resp. der Gewebespannung im Stengel in den Abendstunden übereinstimmt.

Bert [4]) hat namentlich in seiner zweiten Publication, neben den Reizbewegungen auch die periodischen Bewegungen von Mimosa pudica beachtet. Die täglichen Bewegungen, so meint unser Autor, kämen dadurch zu Stande, dass am Licht Stoffe producirt, des Abends aber erst in endosmotisch wirksame Form übergeführt würden. Diese Hypothese kann natürlich die Fortdauer der täglichen periodischen Bewegungen im Dunklen und am Licht nicht erklären und bei richtiger Beachtung der ihm bekannten Thatsachen, würde Bert zu solcher Ansicht

---

1) Botan. Zeitung 1867, p. 140 und bei Millardet p. 58.

2) Nouvell. réch. sur l. périodicité de la tension etc. 1869. Abdruck aus den Mém. d. l. soc. d. scienc. naturell. de Strassbourg Bd. VI.

3) Diese Abhandlung p. 7.

4) Réch sur le mouv. d. l. Sensitive I. mém. 1866, II. mémoir. 1870. — Separatabzüge aus Mém. d. l. soc. d. sc. physiqu. et natur. d. Bordeaux. Tom. IV u. VIII.

nicht gekommen sein. Ausserdem ist aber Bert's Arbeit in mannigfacher Weise verdienstvoll, wie z. B. durch die bei continuirlicher Beleuchtung und im farbigen Licht angestellten Versuche, sowie durch Verfolgung der an einseitig operirten Gelenken ausgeführten Bewegungen.

Royer's [1]) Annahme, die Bewegung der Blüthen werde durch Wärme und Turgescenz, die der Laubblätter, neben denselben Agentien wesentlich durch Licht bedingt, ist bezüglich der Blüthen überhaupt nicht allgemein richtig und zeigt, dass unser Autor über Entstehung und Ursache der Turgescenz unklare Vorstellungen hat. Untersuchungen über die Mechanik der Bewegungsvorgänge hat Royer überhaupt nicht gemacht und seine Ansichten harmoniren durchaus nicht mit den thatsächlichen Vorgängen. Einmal lässt Royer die Bewegung nur durch Ausdehnungsänderung in einer antagonistischen Hälfte zu Stande kommen und zudem soll die Expansion, gerade entgegengesetzt dem wahren Sachverhalt, durch Zunahme der Helligkeit gesteigert werden. Bei den Blüthen soll sinkende Temperatur eine Verkürzung, steigende Temperatur eine Verlängerung des die Bewegung bewirkenden antagonistischen Gewebecomplexes zu Stande bringen [2]).

Batalin [3]) fand, wie es nach meinen Untersuchungen an Blüthen zu erwarten war, dass die Nutationsbewegungen durch Wachsthum zu Stande kommen, dehnte seine Ansicht aber unrichtigerweise auch auf Gelenke aus. Die Annahme, Turgescenzänderungen könnten keine Ursache der Bewegungen sein, weil diese sich durch Einpressen von Wasser nicht beliebig hervorrufen lassen, beruht, wie ich schon bemerkte [4]), auf unrichtigen Vorstellungen über die einer eventuellen Variation des Turgors zu Grunde liegenden Ursachen [5]).

---

1) Annal. d. scienc. natur., 1868, Bd. IX, p. 345–379.

2) Vergl. meine physiol. Untersuchungen p. 163.

3) Flora 1873, Nr. 28 u. 29.

4) Siehe p. 120 Anmerkung, auch p. 137.

5) Nachträgliche Bemerkung. Da Batalin in Prioritätsansprüchen sehr empfindlich zu sein scheint (Siehe Flora 1874, p. 558), so ist es vielleicht nicht unnöthig, bezüglich der durch Wachsthum zu Stande kommenden Bewegungen ausdrücklich auf p. 13 dieser Abhandlung zu verweisen. Andere Prioritätsansprüche wird Batalin nicht zu erheben haben, da alles Andere in seiner Arbeit entweder nicht neu oder unrichtig ist.

XIV. Die wesentlichsten Ergebnisse.

Die periodischen Bewegungen werden entweder durch wieder rückgängig zu machende Verlängerung (Variationsbewegungen) oder durch wirkliches Wachsthum (Nutationsbewegungen) zu Stande gebracht.

Bei Helligkeitsschwankung erfolgt eine, aus einem Hin- und Hergang bestehende Receptionsbewegung, weil Abnahme der Beleuchtung Vermehrung, Zunahme der Beleuchtung Verminderung der Expansionskraft, resp. des Wachsthums, und zwar gleichsinnig und gleichzeitig, jedoch ungleich schnell in beiden antagonistischen Hälften hervorruft. Die thatsächlich zu Stande kommende Verkürzung, resp. Hemmung des Wachsthums, in der antagonistischen Hälfte, nach welcher hin die paratonische Bewegung gerichtet ist, ist Folge der mit der Einkrümmung verbundenen Compression, also Resultirende aus dieser und der durch Lichtwechsel bedingten Aenderung des Expansionsstrebens, resp. des Wachsthums.

Der Act der Verdunklung treibt Expansion, resp. Wachsthum vorübergehend über das Maass, welches der Gleichgewichtslage in andauernder Dunkelheit entspricht. Bei constantem niederem Helligkeitsgrade sind übrigens Expansionskraft, resp. Wachsthum, ansehnlicher, als bei constantem höherem Helligkeitsgrade.

Auf eine durch Verdunklung hervorgerufene Receptionsbewegung folgen als Nachwirkungsbewegungen einige Hin- und Hergänge des Blattes, deren Amplitude sich allmählich verringert. Zeitdauer und Amplitude einer Receptionsbewegung, und damit auch der Nachwirkungsbewegungen, sind specifisch verschieden, nehmen an demselben Blattorgane aber mit Grösse des Helligkeitswechsels zu.

Die täglichen periodischen Bewegungen kommen durch Accumulation zu Stande, indem im wesentlichen Nachwirkungsbewegungen und neue paratonische Wirkungen Morgens und Abends gleichsinnig zusammengreifen.

Kommen mehrere Faktoren ins Spiel, so sind die täglichen Bewegungen die Resultirende der Componenten. So würde der Hauptblattstiel von Mimosa pudica, in Folge der alleinigen Wirkung der Verdunklung auf sein Gelenk, sich Abends erheben, senkt sich aber thatsächlich ansehnlich, weil mit der täglichen Bewegung der secundären Blattstiele die untere Hälfte des Hauptgelenkes eine vermehrte Compression erfährt.

Im Dunklen und bei constanter Beleuchtung wird die tägliche Be-

wegung in ungefähr gleichem Tempo, jedoch mit nachlassender Amplitude fortgesetzt, um endlich ganz zu erlöschen. Der tägliche Beleuchtungswechsel ist also nicht Regulator einer erblichen Bewegung, sondern bedingende Ursache der täglichen Bewegung.

Die Nachwirkungsbewegungen werden durch die wirklich ausgeführten, nicht etwa allein durch die in Folge des Helligkeitswechsels in den Gelenken angestrebten Bewegungen bestimmt.

Expansion, resp. Wachsthum ändern sich bei den Nachwirkungsbewegungen in den antagonistischen Gewebecomplexen in gerade entgegengesetzter Weise.

Die im Gelenkparenchym vorhandene Spannungsintensität, resp. die Aenderung dieser bei paratonischen und täglichen Bewegungen, ist eine sehr ansehnliche. Bei Phaseolus vulgaris kann die abendliche Zunahme der Expansionskraft in der oberen Gelenkhälfte einem Druck von 5 Atmosphären entsprechen und dann die gesammte Ausdehnungskraft einen Druck von 7 Atmosphären überschreiten.

In den wachsenden Bewegungszonen bewirkt zunehmende Expansion Beschleunigung des Wachsthums; die rückgängig zu machende Verlängerung bei Variationsbewegungen ist eben Wachsthum bei Nutationsbewegungen. Das Wachsthum ist durch Ueberschreitung eines specifischen Maasses von Dehnung der Membranen bedingt und kann demgemäss in Gelenken auch dann hervorgerufen werden, wenn dieses specifische Maass durch excessive Verlängerung einer Gelenkhälfte überschritten wird.

Die inneren Vorgänge, welche die Expansionskraft und damit das Wachsthum antagonistischer Gewebecomplexe bedingen, sind noch nicht sicher gestellt. Jn jedem Falle muss aber der der Expansionskraft direct zu Grunde liegende Vorgang von den diesen veranlassenden, durch das Licht hervorgerufenen Aenderungen unterschieden werden. Am wahrscheinlichsten dürfte der Expansionskraft ein vom Zellinhalt gegen die Wandung ausgeübter Druck zu Grunde liegen.

Nach verhältnissmässig kurzer Beleuchtung hat die specifisch verschiedene Empfindlichkeit gegen Verdunklung ihr Maximum erreicht. Nur bis zu diesem Puncte wächst die Ausgiebigkeit der paratonischen Bewegung mit der Zeit der Beleuchtung.

Die Dunkelstarre tritt nur in chlorophyllhaltigen Blattorganen ein und steht demgemäss in einer, aber nur indirecten Beziehung zu den Functionen des Chlorophyllapparates.

Bei intensiver Beleuchtung senken sich die Blättchen von Oxalis Acetosella, weil, von einem specifischen Helligkeitsgrade ab, die Expansionskraft mit steigender Erhellung in der unteren Gelenkhälfte in höherem Maasse, als in der oberen Gelenkhälfte abnimmt.

Unter den mir bekannten Fällen führen nur gewisse Blüthen, wie die von Crocus und Tulipa, zu allen Zeiten ansehnliche Bewegungen in Folge von Temperaturschwankungen aus. Die antagonistischen Gewebecomplexe werden durch die Wärmeschwankungen gleichsinnig, aber ungleich schnell beeinflusst und zwar erfolgt Schliessungsbewegung bei Abnahme der Wärme, weil der Act des Temperaturabfalles vorübergehend eine, in der äusseren Partie der Bewegungszone schneller eintretende Wachsthumsbeschleunigung hervorruft. Dahingegen ist die Oeffnungsbewegung der Blüthen durch Temperatursteigerung Folge davon, dass der innere antagonistische Gewebecomplex schneller als der äussere die ansehnlichere Wachsthumsschnelligkeit annimmt, welche ihm bei der hergestellten höheren Temperatur, wenn diese constant ist, zukommt. Ferner ist hinsichtlich der durch Temperaturschwankungen hervorgerufenen Bewegungen zu beachten, dass der niederer Temperatur entsprechende Gleichgewichtszustand eine der Schliessung genäherte Lage der Blüthenblätter bedingt.

In den oben namhaft gemachten Verhältnissen, wie ferner in dem Umstand, dass angestrebte Bewegungen sich bei höherer Temperatur schneller und ausgiebiger abwickeln, sind die Ursachen für die allerdings schwächeren Wirkungen von Temperaturschwankungen auf andere Blüthen und auf Laubblätter zu suchen.

Die autonomen Bewegungen sind bei den Blattorganen verschiedener Pflanzen specifisch ungleich und eventuell gar nicht nachzuweisen. Von den täglichen Bewegungen sind die autonomen ganz unabhängig, doch können jene durch die spontanen Bewegungen, wenn diesen eine grosse Amplitude zukommt, verdeckt werden.

Die autonomen Bewegungen kommen zu Stande, indem sich die Expansionskraft in den antagonistischen Gelenkhälften in gerade entgegengesetzter Weise ändert.

Die negativ geotropischen und positiv heliotropischen Krümmungen der Gelenke können ohne Wachsthum stattfinden; es muss also Geotropismus und Heliotropismus mit und ohne Wachsthum unterschieden werden.

In Folge der durch Umkehrung bewirkten negativ geotropischen Krümmung solcher Gelenke, welche eine abendliche Senkung der Blätter vermitteln, wird die Relation der paratonisch hervorrufbaren Expansionsänderung derartig geändert, dass bei Helligkeitsabnahme die morphologisch untere Gelenkhälfte am schnellsten an Ausdehnungskraft gewinnt, die Bewegungen also in gerade entgegengesetzter Weise wie bei aufrechter Stellung der Pflanzen stattfinden.

Die Schwerkraft wirkt bei der negativ geotropischen Krümmung der Gelenke wie eine auslösende Kraft, welche gegenüber der ausgelösten Kraft eine sehr geringe Arbeit leistet.

Erklärung der Tafeln.

Da so geringe und allmähliche Temperaturschwankungen, wie sie bei den Versuchen vorkamen, die Bewegungen unserer Blätter in keiner merklichen Weise beeinflussen, so ist der Gang der Temperatur nicht speciell verzeichnet worden. — Die Ablesungszeiten sind in allen Curven durch Punkte markirt.

Tafel I.

A. Nicotiana rustica. Ein jüngeres Blatt ist am 20/7. 1873 zunächst am Tageslicht (durch den stärker ausgezogenen Theil der Curven angegeben), dann am 21. und 22. Juli in vollkommener Dunkelheit beobachtet. Temperatur während der Versuchszeit 19,4—20,9 ° C. — Die Ablesungen geschahen an einem gewöhnlichen Gradbogen, dessen Nullpunkt dicht unter die tiefste Stellung des Blattes verlegt ist. Zunahme der Grade bezeichnet Steigen des Blattes.

B. Acacia lophantha. Nachdem die täglichen Blattbewegungen in Folge 4 Tage lang fortgesetzter continuirlicher Beleuchtung eliminirt waren, wurde am 10. August 1873 um 8 Uhr Vormittags verdunkelt und weiterhin die Pflanze vollkommen dunkel gehalten. Den beiden Curven liegen Beobachtungen an zwei verschiedenen Blättern derselben Pflanze zu Grunde und zwar entspricht die untere Curve (Nr. 2) einem jüngeren, die obere Curve (Nr. 1) dem nächst älteren Blatte.

Die Ordinaten geben den Winkel an, welchen Fiederblättchen miteinander bilden, so dass also 0 der Aneinanderpressung, 180 der horizontalen Ausbreitung der Blättchen entspricht. Von den beiden Zahlencolonnen gehört die rechte (0—200) zu Curve 2, die linke (0—160) zu Curve 1. — An einem Blatte wurden je 3 bestimmte Paare Fiederblättchen an demselben Fiederstrahl zur Beobachtung gewählt und deren Neigungswinkel bestimmt, indem aus Carton geschnittene Dreiecke von bekannter Winkelgrösse zwischen die Fiederblättchen gehalten wurden. In der Reihe der benutzten Dreiecke differirte jedes folgende um 10 Grad von dem vorhergehenden. Stimmten die 3 Ablesungen nicht unter sich, so ist das Mittel aus denselben als Ordinate genommen worden. — Temperatur während der Versuchsdauer 22,0—22,8 ° C.

C. Acacia lophantha. Eine bis dahin unter dem Einfluss des täglichen Beleuchtungswechsel gestandene Pflanze wurde am 7. Juli 1874 um 8 Uhr Vormittags verdunkelt und weiterhin bei völligem Lichtabschluss gehalten. — Vgl. p. 70. — Temperatur im Laufe des Versuches 20,7—21,9 ° C. — Ablesung und Bedeutung der Ordinaten wie in B.

Tafel II.

Acacia lophantha. Beide Curven stellen Beobachtungen an zwei verschiedenen Blättern derselben Pflanze dar, welche, nachdem sie zuvor am täglichen Beleuchtungswechsel gehalten und unter dem Einfluss dieses noch am 7. Juni 1874 beobachtet war (durch den stärker ausgezogenen Theil der Curven angegeben), weiterhin vollkommen dunkel gehalten wurde. Curve 1 entspricht einem älteren, Curve 2 einem jüngeren Blatt. Bezüglich der Beobachtung und graphischen Dar-

stellung gilt das für Taf. I B. Gesagte. — Die Temperatur schwankte an jedem einzelnen Tage höchstens um 0,9° C. und bewegte sich vom 7. bis 11. Juni zwischen 20,7 und 22,2° C.

Tafel III.

Mimosa pudica. Die Curven dieser Tafel stellen einen Versuch dar, welcher mit einem kräftigen, 1 Paar Fiederstrahlen besitzenden Blatte durchgeführt wurde. Während der ganzen Versuchsdauer war die Pflanze dem täglichen Beleuchtungswechsel ausgesetzt und bis 6 Uhr Morgens am 11. Juli 1874 bewegten sich die secundären Blattstiele in gewöhnlicher Weise. Zu der eben angegebenen Zeit wurden dann die secundären Blattstiele in einer gegen den Hauptblattstiel senkrechten Lage festgehalten und nach völliger Elimination der abendlichen Senkung des primären Blattstieles um 6 Uhr Morgens am 25/7. 1874 wieder losgebunden (Siehe p. 73).

Die Curven geben die Bewegung des Hauptblattstieles an und zwar entsprechen die Ordinaten den Graden, welche an einem Gradbogen abgelesen wurden, der so aufgestellt war, dass sein Mittelpunkt in das Hauptgelenk fiel, der 0 und 180 Grad verbindende Durchmesser vertical gerichtet war und Zunahme der Grade Steigen des Blattstieles angibt. — Die höchste im Laufe eines Tages beobachtete Bewegung der Temperatur betrug 1,5 ° C. und während der ganzen Versuchszeit lag die Temperatur zwischen 20,8 und 23,7° C.

Tafel IV.

Bei den auf dieser Tafel dargestellten Versuchen war die eine Gelenkhälfte entfernt und das Blatt, resp. der Blattstiel, dem kurzen Arm des Hebeldynamometers aufgelegt. Die Ordinate eines Coordinatenquadrates entspricht einer am Zeiger des Dynamometers abgelesenen Bewegung von $^3/_{10}$ Grad und in allen Fällen zeigt Steigen der Curve Zunahme der Expansion in der von ihrem Gegenpart befreiten Gelenkhälfte an.

A. Mimosa pudica. In allen dargestellten Versuchen wurde an dem Hauptblattstiel und Stengel verbindenden Gelenke die obere Hälfte am Abend entfernt und des anderen Morgens die Beobachtung begonnen (Siehe p. 85).

Curve 1. Die secundären Blattstiele wurden gleichzeitig mit der Operation in einer zum Hauptblattstiel senkrechten Lage fixirt. Am ersten Beobachtungstage (1/8. 1874) blieb die Pflanze am Tageslicht (durch den stärker ausgezogenen Theil der Curve angegeben), wurde aber vom Abend dieses Tages ab vollkommen dunkel gehalten. — Temperatur während des Versuches 22,7—23,4° C.

Curve 2. Die secundären Blattstiele werden gleichzeitig mit der Operation (am 27/7. 1874) festgehalten und von dieser ab blieb die Pflanze im Dunkeln. — Temperatur 21,9—22,6° C.

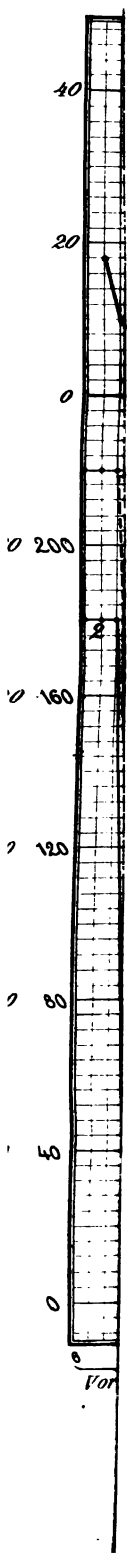
Curve 3. Die secundären Blattstiele konnten sich frei bewegen, die Pflanze blieb am Tageslicht (4. August 1874). — Temperatur 23,1—24,0° C.

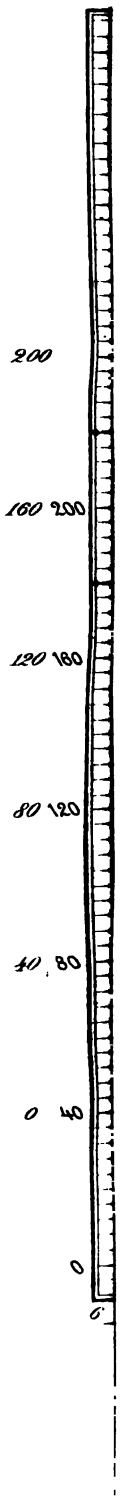
B. Phaseolus vulgaris. An den zuvor unter normalen Verhältnissen gehaltenen Pflanzen wurde, nachdem sie seit Abend dunkel gehalten waren, am anderen Morgen um 6 Uhr eine Hälfte des Gelenkes eines einfachen Blattes entfernt und die Pflanze weiterhin vollkommen dunkel gehalten (Siehe p. 84).

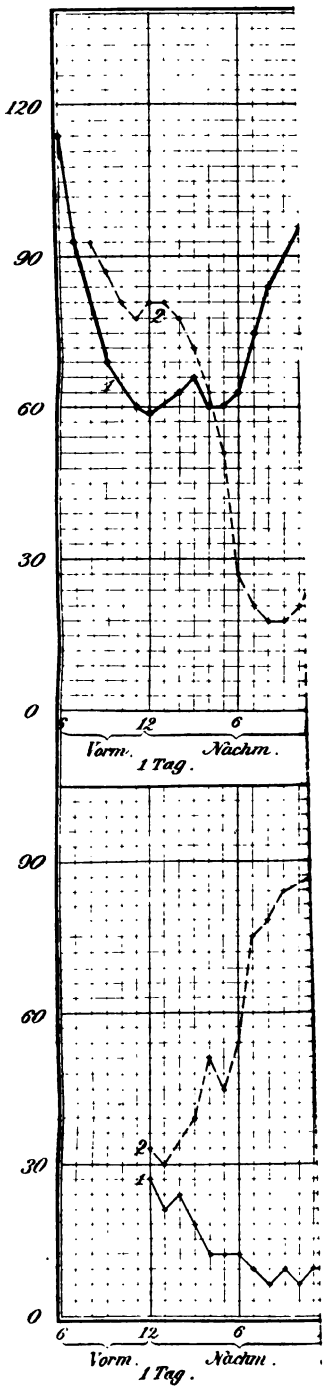
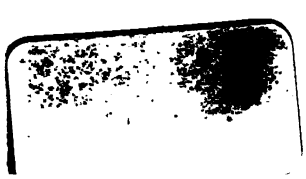
Curve 1. Die obere Gelenkhälfte am 19. Juli 1874 entfernt und 12 Uhr Mittags die Beobachtung begonnen. — Temperatur während des Versuches 21,9—22,5° C.

Curve 2. Die untere Gelenkhälfte am 23/7. 1874 entfernt. — Temperatur 22,2—22,8° C.

Druck von Breitkopf und Härtel in Leipzig.


40
20
0
200
160
120
80
40
0
Vor


200
160
200
120
160
80
120
40
80
0
40
0
0


120
90
60
30
0
2
1
6
12
6
Vorm.
Nachm.
1 Tag.
90
60
30
0
2
1
6
12
6
Vorm.
Nachm.
1 Tag.